

STUDIEN ÜBER CEREBRALISATION

Zur quantitativen Bestimmung der Rangordnung bei Säugetieren

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde,
vorgelegt der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Basel

von

Katharina Wirz

aus Riehen



Basel 1950

Verlag von S. Karger in Basel

Genehmigt von der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen
Fakultät auf Antrag der Herren Professoren *Dr. A. Portmann*
und *Dr. E. Handschin*.

Basel, den 4. März 1948.

Prof. Dr. M. Fierz, Dekan



Aus der Zoologischen Anstalt der Universität Basel
Vorsteher: Prof. Dr. A. Portmann

STUDIEN ÜBER DIE CEREBRALISATION:
ZUR QUANTITATIVEN BESTIMMUNG
DER RANGORDNUNG BEI SÄUGETIEREN

von K. WIRZ

INHALTSVERZEICHNIS		Seite
Einleitung		135
I. Historischer Überblick		136
II. Methodik		139
III. Der Relationsexponent		142
A. Einleitung		142
B. Die Resultate von <i>Dubois</i>		143
C. Konstanz oder Inkonzanz des Relationsexponenten		144
D. Relationsexponent und Verwandtschaftsgrad		147
E. Relationsexponent und phylogenetische Ranghöhe		148
F. Der Relationsexponent der einzelnen Hirnteile		149
G. Diskussion der Untersuchungen von <i>Brummelkamp</i>		149
IV. Indices		151
A. Einleitung		151
B. Indices des Totalhirns		153
C. Indices der Hirnteile		159
a) Diskussion der Hirnteilindices der einzelnen Ordnungen		160
1. Insectivora		160
2. Chiroptera		163
3. Rodentia		164
4. Lagomorpha		166
5. Edentata		166
6. Fissipedia		167
7. Pinnipedia		170
8. Cetacea		170
9. Proboscidea: Elefant		171
10. Hyracoidea: Procavia		172
11. Perissodactyla		172
12. Artiodactyla		173
13. Primates		177
14. Marsupialia		179
b) Die Indices der einzelnen Hirnteile innerhalb des ganzen Säugerstammes		180
V. Allgemeine Ergebnisse		186
Zusammenfassung		189
Tabellarischer Anhang		190
Literatur		195

Einleitung.

Das Problem des Entwicklungsgrades, der Ranghöhe einer Tierform oder einer Tiergruppe ist eine zentrale Aufgabe der zoologischen Forschung. Die Kriterien zur Bestimmung dieser Ranghöhe sind verschiedene. Eines von ihnen, das immer wieder herangezogen werden muß, ist die Ausbildung des Gehirns. Auch in dieser Arbeit soll versucht werden, zur Lösung des Problems der Rangordnung auf Grund vergleichender, zahlenmäßig faßbarer Gewichtsrelationen des Säugetiergehirns beizutragen.

Unter dem Begriff der Ranghöhe verstehen wir meistens die Stellung einer Tierart oder Tiergruppe im System. Wenn wir zu ihrer Bestimmung die Masse des Gehirns im Vergleich zu der des Körpers, und das Verhältnis der Hirnteile untereinander wählen, so wird Ranghöhe gleichbedeutend mit dem Entwicklungsgrad des Gehirns, mit dem Grad der *Cerebralisation*.

Franz (1935) sagt in seiner Arbeit über den biologischen Fortschritt: die Höhe eines Organismus hängt vom Grad seiner Vervollkommenung ab. Eine Form hat dann einen hohen Grad von Vervollkommenung erreicht, wenn sie zugleich zentralisiert und differenziert ist. Die Tatsache der Vervollkommenung, die gegeben ist durch gleichzeitige Differenzierung und Zentralisierung, setzt er einer progressiven Evolution gleich, die sich äußert durch die Vermehrung der Zahl der Individuen, die Vergrößerung des Areals der Gruppe und durch die Bildung untergeordneter systematischer Einheiten. Die Vervollkommenung, die sich derart manifestieren soll, besteht nach Franz in einer Erhöhung der Leistungsfähigkeit. Der Vervollkommenungsgrad eines Organismustypus ist umso höher, je mehr von seinen Funktionen in Bezug auf Daseinserhaltung durchschnittlich von positivem und hohem Ertrag sind, und je schneller seine Funktionen ablaufen.

Franz nennt die Vervollkommenung *Elevation*. Diese setzt er der *Spezialisierung* gegenüber, welche auf bloßer Differenzierung und nicht zugleich auf Zentralisierung beruht.

Sewertzoff (1931) unterscheidet in seiner „Morphologischen Gesetzmäßigkeit der Evolution“ vier verschiedene Wege der progressiven Evolution, von welchen uns hier besonders zwei angehen. Die eine Richtung erzielt eine Erhöhung der allgemeinen Lebensenergie, eine Steigerung aller aktiven Funktionen, die zustande kommt durch eine gleichzeitige Komplikation und Differenzierung der evolvingen Tierform. Er nennt diesen Vorgang *Aromorphose*. Ihr stellt er entgegen die *Idioadaptation*, wo bei gleichbleibender Komplikation des Organismus nützliche, spezielle Veränderungen, die den Veränderungen der Umwelt entsprechen, vor sich gehen.

Sewertzoff betont selber, daß sein Begriff der Aromorphose nicht identisch sei mit dem Franz'schen Begriff der Vervollkommenung, indem Zentralisation den Vorgang des Zusammenschlusses aller aktiven und passiven Organe erfaßt. Aromorphose aber ist Steigerung der Lebensenergie der aktiven Organe. Der Unterschied zwischen diesen beiden Begriffen scheint uns vor allem darin zu liegen,

daß Elevation den umfassenderen Begriff darstellt. Elevation betrifft stets alle Organe, während Aromorphose sich eventuell nur auf ein einziges System beziehen kann, also einen eingeschränkteren, spezielleren Begriff darstellt. Außerdem scheint uns, daß bei Aromorphose das Hauptgewicht auf der dynamischen Seite liegt, daß Aromorphose in stärkerem Maße einen evolutiven Vorgang umschließt, im Gegensatz zum Begriff der Elevation, der vorwiegend einen Zustand, einen verwirklichten statischen Sachverhalt bedeutet. Aus diesem Grunde ziehen wir den Begriff der Elevation demjenigen der Aromorphose vor.

In der vorliegenden Arbeit wird unter der „Evolution“ der Entwicklungsvorgang in der Phylogenese verstanden. Unter Differenzierung des Gehirns verstehen wir einen rein morphologischen Tatbestand. Differenzierungsgrad eines Gehirns heißt Grad der Komplikation ohne dynamische Interpretation hinsichtlich der Art des Geschehens. Differenzierungsgrad ist dabei nicht einfach identisch mit dem *Franz'schen* Begriff der Differenzierung.

Wie sich der Sachverhalt der Cerebralisation im Rahmen der hier erörterten Begriffe, insbesondere zu dem der Elevation und dem der Zentralisation verhält, wird am Schlusse unserer Arbeit darzustellen sein.

* * *

Herrn Professor Dr. *A. Portmann*, der diese Arbeit leitete, danke ich herzlich für seine große und anregende Anteilnahme. Auch Herrn Professor Dr. *H. Hediger*, der mir freundlicherweise das Analysenmaterial zur Verfügung stellte, bin ich zu großem Dank verpflichtet. Endlich möchte ich auch Herrn Professor Dr. *E. Ludwig*, der mich zuerst auf mein jetziges Arbeitsgebiet hinwies, und den Herren Dr. *S. Schaub* und Dr. *J. Hürzeler*, die mich bei den systematischen Vorarbeiten unterstützten, meinen herzlichen Dank aussprechen.

I. HISTORISCHER ÜBERBLICK

Die grundlegenden Arbeiten über Cerebralisation bei Säugetieren sind diejenigen von *Dubois* (1897). Er gelangt zur Aufstellung einer viel diskutierten Formel

$$e = cs^r$$

wobei e = Hirngewicht,

s = Körpergewicht,

r = Relationsexponent,

c = Cerebralisationsfaktor bedeutet.

Das Hirngewicht ist eine Funktion von „Körpergröße“ (s^r) und Cerebralisation (c).

e und s können gewogen werden. Der Wert für r , den Relationsexponenten, wurde empirisch gefunden. Er ist diejenige Zahl, mit der die Werte für die Körpergewichte zweier oder mehrerer Tiere gleicher Organisationsstufe potenziert werden müssen, um die Beziehung ihrer Hirngewichte geben zu können. r ist eine unbekannte Zahl und ist nicht interpretierbar. Der Wert für r , den *Dubois* als für die Säugetiere konstant auffaßt, beträgt 0,56. Dieser Wert deckt sich nicht mit dem von *Dubois* durch Überlegung gefundenen von $r = 0,67$, der dafür sprechen würde, daß das Hirngewicht eines Tieres die Funktion von *Körperoberfläche* und Cerebralisation ist.

Die Werte für c , die nun auf Grund der Formel bei konstantem Wert für r für jedes Tier berechnet werden können, führten *Dubois* zur Aufstellung einer Rangordnungsliste für Säugetiere.

Die *Dubois'sche* Formel $e = cs^r$ wurde von *Lapicque* (1907a) logarithmiert:

$$\log e = \log c + r \log s.$$

Diese Formel entspricht der Gleichung $y = ax + b$, d. h. einer Geraden mit der Neigung a , die die Ordinate auf der Höhe b schneidet. a , die Richtungskonstante, entspricht also r , dem Relationsexponenten, b entspricht $\log c$, dem Cerebralisationsfaktoren. Tiere gleicher Organisation (gleiches c) liegen auf einer Geraden.

Anthony (1938) übt starke Kritik an den Arbeiten *Dubois's*. Er ist der Meinung, daß man nicht die Hirnmasse schlechthin als Maß der „*intellectualité*“ nehmen darf, da zu viele andere Faktoren das Hirngewicht mitbestimmen helfen. (Der Begriff der „*intellectualité*“, der etwa mit psychischer Leistungsfähigkeit zu übersetzen wäre, wird von uns nicht akzeptiert). Ebenso verwirft es *Anthony*, mit dem Körpergewicht zu rechnen, da dieses von variablen Faktoren wie Ernährung, Lebensweise, Alter etc. abhängig ist. Im Querschnitt des Hirnbalkens findet *Anthony* eine anatomische Größe, die, wenn auch nicht ganz unabhängig vom Körpergewicht, doch so nahe als möglich mit dem Grad der „*intellectualité*“ zusammenhängt. Als anatomische Größe für den aktiven Teil des Soma nimmt *Anthony* den Querschnitt durch das Rautenhirn. Er berechnet nun die „*intellectualité*“ nach der Formel

$$I = \frac{\text{Schnittfläche A}}{\text{Schnittfläche B}}$$

wobei A = Balken

B = Rautenhirn bedeutet.

Anthony täuscht sich aber in der Annahme, der Querschnitt durch das Rautenhirn sei Ausdruck des aktiven Soma. Von zwei gleich großen Formen wie z. B. der Mensch und das Riesenkänguruh hat der Mensch den wesentlich größeren Querschnitt, denn sowohl die Pyramidenbahnen wie auch die Goll-Burdach'schen Stränge kommen in größerem Ausmaß nur sehr ranghohen Formen zu, und gerade diese Bahnen sind es, die den Querschnitt beträchtlich mitbestimmen helfen. Den Balken als Maß der „*intellectualité*“ zu nehmen, dürfte wohl von vorneherein nicht befriedigend sein, da er eine Formation darstellt, die nicht allen Säugetieren zukommt und dessen Messung bei kleineren Formen schwierig, wenn nicht unmöglich sein würde.

Wenn *Anthony* einen großen Teil der uns in *Dubois's* Liste unerwartet und falsch scheinenden Angaben auf die Unsicherheit und Unrichtigkeit der Körpergewichtswerte zurückführt, so tut er dies gewiß zu Recht. Denn es leuchtet ein, daß von zwei Tieren der gleichen Art das leichtere, schlechter ernährte das relativ größere Gehirn hat und in der Rangliste höher steht. Zudem variieren mit den Werten von s natürlich auch diejenigen für den Relationsexponenten, was *Anthony* an einigen Beispielen sehr deutlich zeigen konnte. Das Körpergewicht ist einerseits ein äußerst variabler Faktor und andererseits, wie *Anthony* betont, ist es keine einheitliche Größe, in dem Sinne, daß es nicht dem aktiven Teil des Soma proportional ist. Dieser trägt bei den einzelnen Tieren einen verschieden großen Teil des gesamten Körpergewichtes. Tiere, die normalerweise sehr fett sind, oder solche mit dicker Haut, haben einen relativ geringeren Anteil des aktiven Soma am Gesamtkörpergewicht.

Da nun aber das Hirngewicht auf alle Fälle abhängig ist vom Körpergewicht, und wir keine anatomische Größe kennen, die das aktive Soma rein repräsentiert, so müssen wir weiterhin das Hirngewicht auf das Körpergewicht beziehen. Wir bestimmen also für jedes Tier aus möglichst vielen eigenen Wägungen und aus den Angaben der Literatur einen Mittelwert für das Körpergewicht der Adultform, der als normal betrachtet werden darf. Wir erhalten auf diese Art Gewichtsangaben, die ganz wesentlich abweichen von denjenigen *Dubois*'s, dessen Werte sich häufig auf ein einziges mageres Zoo-Individuum beziehen. Mit unseren Werten können wir Berechnungen anstellen, ohne Gefahr zu laufen, unsere Ausführungen durch zu große Unsicherheit eines Faktors zum vorne herein in Frage zu stellen. Ein Beispiel möge das eben Gesagte erläutern: *Dubois* gibt für *Oryx beisa* ein Körpergewicht von $s = 107000$ bei einem Hirngewicht von $e = 280$, während wir für dasselbe Tier ein Körpergewicht von $s = 175000$ haben.

Welche auch die Einwände sein mögen, die dagegen gemacht werden können, die Hirnmasse (das Hirngewicht) eines Tieres als ein Maß seines allgemeinen Entwicklungsgrades zu verwenden, so kann sich doch niemand der Tatsache verschließen, daß mit zunehmender Komplikation des Verhaltens, mit differenzierterer Gliederung der Umwelt durch Sinnesorgane und Gehirn und zugleich größerer Unabhängigkeit in dieser Umwelt, das Hirngewicht zunimmt.

Der Haupteinwand, der gegen Untersuchungen, wie sie hier vorliegen, vor allem von physiologischer Seite gemacht wird, ist wohl derjenige, daß das psychische Geschehen, die höheren Hirnfunktionen, nicht an bestimmte Bahnen gebunden seien, unabhängig von ihnen zustande kommen müssen, da die Möglichkeiten der Reaktionen und des ganzen Verhaltens größer seien als die anatomisch gegebenen Bahnen. Prinzipiell sind also in einem kleinen Hirn die gleichen Funktionen möglich wie in einem großen. Dem gegenüber aber ist zu sagen, daß, um nur eine Erscheinung hervorzuheben, nur sehr ranghohe Formen Pyramidenbahnen, diese direkteste Verbindung des Körpers mit den höchsten Hirnzentren, in stärkerem Maße aufweisen. Sie aber machen einen beträchtlichen Teil des Hirngewichtes aus.

Dubois fand für den Relationsexponenten eine konstante Zahl von $r = 0,56$. Da diese Zahl einen rein empirisch gefundenen Wert darstellt, ist ihr gegenüber von vorne herein Vorsicht geboten. So mußte *Dubois* selber schon feststellen, daß er für die Chiropteren den Wert von $r = 0,66$ hat. *Waterlot* fand für Microchiropteren einen Wert von $r = 0,69$, für Megachiropteren einen solchen von $r = 0,62$.

Lapicque, der seine Untersuchungen auch auf Vögel ausdehnte, fand den *Dubois*'schen Wert für den Relationsexponenten bestätigt. *Dubois* wie auch *Lapicque* fanden einen Relationsexponenten von $r = 0,26$, wenn sie Tiere gleicher Art miteinander verglichen. *Lapicque* bestätigte diesen Wert auch als Anstiegs- oder Wert der Geraden, die beim Menschen Individuen des gleichen Geschlechtes oder der gleichen Rasse untereinander in Verbindung setzt. Dieser Wert von $r = 0,26$ innerhalb einer Art und innerhalb des gleichen Geschlechtes festigte die Annahme der beiden Autoren, die Zahl von $r = 0,56$, ungefähr das Doppelte von $r = 0,26$ sei ein genereller Wert für verwandte Gruppen höherer Ordnung.

Anthony ist einem konstanten Wert des Relationsexponenten gegenüber sehr mißtrauisch, mit der einfachen Begründung, daß ein Wert, der auf Grund solcher unsicherer Größen wie Körper- und Hirngewicht sich darstellen, ermittelt wird, auf alle Fälle unexakt sein müsse.

Wenn aber der Relationsexponent seinen generellen Wert verliert, so kann man wohl noch für jedes Tier einen Cerebralisationsfaktoren (c) berechnen, der aber als *Vergleichswert* zur Bestimmung der Rangordnung nicht mehr in Frage kommt.

Der erste Teil dieser Arbeit gilt dem Problem des Relationsexponenten. Da es gelingt, nachzuweisen, daß der Relationsexponent ein variabler Faktor ist, und die *Dubois'sche* Formel somit zur Berechnung der Rangordnung unbrauchbar wird, soll in einem zweiten Teil dieser Arbeit versucht werden, auf einem andern Weg zur Bestimmung der Rangordnung bei Säugetieren zu gelangen.

II. METHODIK

Da *Dubois*, *Lapicque*, *Brummelkamp* u. a. vor allem mit Werten für das Totalhirn gearbeitet haben, müssen wir, um die Ausführungen obiger Autoren zu überprüfen und unsere eigenen Ergebnisse mit den ihrigen zu vergleichen, unsere Berechnungen zunächst auch mit dem Totalhirn anstellen. Auch liegt für das Totalhirn viel mehr Zahlenmaterial vor als für die einzelnen Hirnteile. Im Übrigen aber werden wir in der vorliegenden Arbeit das Hauptgewicht auf die einzelnen Hirnteile legen. Das Gehirn als ganzes darf nicht als ein bei verschiedenen Arten gleichwertiges Organ betrachtet werden. Im allgemeinen Bauplan der Säugetiere existiert eine hochgradige Übereinstimmung, aber das Ausmaß der Entwicklung der verschiedenen Hirnteile differiert bei den verschiedenen Gruppen in beträchtlichem Maße. Da der Unterschied der Zellgröße und der Faserdicke des Gehirns, verglichen mit dem Unterschied der Körpergröße, nur ein minimaler ist, die Massenvermehrung also vielmehr auf Zell- und Faservermehrung als auf deren *Vergrößerung* beruht, dürfen wir im Massenunterschied weitgehend einen Ausdruck für Entwicklung sehen.

Um die Entwicklung, den Ausbildungsgrad der verschiedenen Hirnteile bei den Tierarten vergleichend messen zu können, müssen wir einen Vergleichswert haben, der Ausdruck einer möglichst elementaren Funktion von Hirn- und Körpergewicht ist und als solcher einen eindeutigen Wert darstellt. Das Hirngewicht hängt von der Körpergröße einerseits und von der Entwicklungshöhe andererseits ab. Der gesuchte Hirnteil würde dem Faktor Körpergröße entsprechen. Er müßte also bei Tieren gleicher Körpergröße gleich groß sein. Diesen Hirnteil fänden wir im Elementarapparat des Rückenmarks und des Gehirns, dem Apparat, der die rein vegetativen Funktionen repräsentiert. „Der Elementarapparat von Gehirn und Rückenmark ist sozusagen ein aus Nervensubstanz gebildetes Modell des Körpers“ (*Elze in Braus, Anatomie des Menschen III*). In ihm liegen die verschiedenen vegetativen Zentren wie Atem-, Speichel-, Schluckzentrum etc.

Diesem Elementarapparat werden die verschiedenen Hirnteile, die Ausdruck einer nervösen Integration sind, gegenüber gestellt, die eigentlichen Integrationsapparate. Diese sind dadurch gekennzeichnet, daß in ihnen viele Leitungen aus Körperperipherie und Sinnesorganen zusammenlaufen, coordiniert und assoziiert werden, und daß zahlenmäßig sehr viel weniger Bahnen zu den Erfolgsorganen zurückgeführt werden.

Wir unterscheiden zunächst zwei Integrationsorte, das Dach des Mittelhirns und das Kleinhirn im Dach des Hinterhirns. Diese beiden Integrationsorte mit ihren Leitungsbogen kommen allen Wirbeltieren zu. Bei den Sauropsiden und vor

allem bei den Säugern ist ein dritter Integrationsort entwickelt, die Großhirnrinde. Diese Großhirnrinde mit ihren Bahnen und den durch sie bedingten Schaltstellen bildet den Hauptanteil des „Neuhirns“.

Es ist praktisch unmöglich, den Elementarapparat vom Integrationsapparat zu trennen. Wir können wohl die Integrationsorte abtrennen, nicht aber die zu ihnen gehörenden Fasersysteme und Schaltstellen. Wir müssen also nach einem anatomisch faßbaren Hirnteil suchen, der sich von den Integrationsorten lösen läßt, der aber außer dem Elementarapparat noch die Fasern dieser Integrationsorte enthält.

Portmann begann 1938 mit der Teilung und vergleichenden Messung (Wägung) des Vogelhirns. Er unterscheidet die drei Integrationsorte Hemisphären, Corpora bigemina und Cerebellum. Den Rest, jenem oben gesuchten Vergleichswert entsprechend, das Diencephalon, die basalen Teile des Mesencephalon und das Myelencephalon enthaltend, bezeichnen *Portmann* (1942) und *Sutter* (1943) als *Stammrest*.

Methodisches.

Das Gehirn wird möglichst bald nach dem Tode des Tieres aus der Schädelkapsel herausgenommen. Die Trennung vom Rückenmark erfolgt durch einen Schnitt unmittelbar caudal von den Condylen. Die Hirnhäute werden entfernt. Zuerst wird das Cerebellum abgetrennt, indem die drei Kleinhirnschenkelpaare, corpora restiformia, brachia pontis und brachia conjunctiva durchschnitten werden. Darauf wird das Riechhirn von den übrigen Hemisphärenteilen losgelöst. Zum Riechhirn gehören bulb, tractus und lobus olfactorius, aber auch die Hirnrinde zwischen fissura rhinalis lateralis (ectorhinalis) und dem Hirnstamm, resp. der fissura mediana, die Hippocampusformation. Die Rinde kann anatomisch nicht exakt abpräpariert werden. Da aber bei allen Gehirnen gleich vorgegangen wird, dürfen die dabei entstehenden Fehler vernachlässigt werden. Der Stammrest (nicht zu verwechseln mit dem Hirnstamm der Anatomen und Physiologen) wird von den übrigen Hemisphärenanteilen durch einen senkrecht nach unten führenden Schnitt entlang der linea terminalis abgetrennt. Aus den verbleibenden Großhirnanteilen werden die Basalganglien ausgeschält (Schnitt in der capsula ext.). Als letzten Teil haben wir somit das Neopallium vor uns. Es enthält in der Ammonsformation und im Fornix noch geringe Anteile des Riechhirns, die hier vernachlässigt werden. Die einzelnen Hirnteile werden sofort nach der Präparation in eine Feuchtkammer gebracht, damit in der Zeit bis zur Wägung durch Feuchtigkeitsverlust keine Gewichtsveränderung entsteht.

Diskussion der einzelnen Hirnteile.

Die Großhirnrinde unter Ausschluß der Riechhirnanteile, das Neopallium also, stellt in ihrer Gesamtheit den Integrationsort höchster Ordnung dar. Das Neopallium ist der Sitz der höchsten Zentren, die unter sich mannigfaltig in Verbindung stehen. In der relativen Massenentwicklung des Neopalliums (verglichen mit der des Stammrestes) haben wir ein eindeutiges Maß für die Entwicklungshöhe eines Tieres.

Das Riechhirn, auch den größten Teil seines Integrationsapparates, haben wir vom Großhirn getrennt. Alle Formen mit großem Riechhirn müssen wir nach den Kriterien der Palaeontologie und vergleichenden Morphologie als mehr oder weniger

„rangniedrig“ bezeichnen. Das Großhirn als Ganzes enthält somit zwei Gebiete, die sich in ihrer Wertigkeit gegenüber stehen:

Großes Neopallium / kleines Riechhirn: ranghoch (mikrosmatisch).

Kleines Neopallium / großes Riechhirn: rangniedrig (makrosmatisch).

Das Cerebellum steht ausschließlich im Dienste der Motilität. Es garantiert die richtige Zusammenarbeit der Muskulatur bei verschiedenen willkürlichen und unwillkürlichen Bewegungen. Es reguliert den Tonus der Gesamtmuskulatur und sorgt für Aufrechterhaltung der Körpergleichgewichts. Außer den Erregungen aus dem gesamten Körper erhält das Kleinhirn der Säugetiere auch motorische Impulse aus der Großhirnrinde. Dadurch ist das Cerebellum der Säugetiere grundsätzlich von dem der übrigen Wirbeltiere verschieden.

Der Stammrest wird gebildet vom Myelencephalon, den basalen Anteilen des Metencephalon (Brücke), dem ganzen Mesencephalon und dem Diencephalon. Das Mittelhirn ist bei den Säugetieren ein entthronter Hirnteil. Seine Funktion als Integrationsort ist von andern Hirnteilen übernommen worden. Wir rechnen es deshalb zum Stammrest. Damit sind also im Stammrest enthalten: der gesamte Elementarapparat des Gehirns mit Ausnahme des kleinen Anteils des Riechhirns, und fast der gesamte Anteil des Integrationsapparates des Urhirns, alle diejenigen Systeme also, die allen Wirbeltieren gemeinsam sind. Dieser Stammrest könnte, obwohl er mehr als nur der Repräsentant der Körpergröße ist, als Vergleichswert sehr wohl Verwendung finden. Er entspricht einem niedrigen Niveau der nervösen Integration, einem unteren Niveau der Lebensmöglichkeit eines höheren Tieres überhaupt. Im Stammrest der Säugetiere sind aber außerdem noch die Faserzüge und Schaltstellen des Neuhirns, die Fasern und Schaltstellen der beiden Integrationsorte Neopallium und Kleinhirnhemisphären, enthalten. Die Fasersysteme, die dem Integrationsort des Neuhirns zukommen, sind vor allem die Pyramidenbahnen, die Großhirn-Brückenbahnen, die Fortsetzung der Goll-Bu dach'schen Stränge und die zentrale Haubenbahn. Die dem Neuhirn zugehörigen Schaltstellen sind die Basalganglien, der Großteil des Thalamus und ein Teil des nucleus ruber. Der Thalamus ist eingeschaltet in alle zum Großhirn führenden Bahnen mit Ausnahme der Seh- und Hörbahn, zudem in die vom Großhirn wegführenden Bahnen, die über das Basalganglion die Peripherie erreichen. Wahrscheinlich entscheidet der Thalamus darüber, ob eine Erregung dem Großhirn zugeleitet wird oder nicht. Er ist die größte subcorticale Zentrale aller Sinnesleitungen.

Die Basalganglien umfassen zwei verschiedenwertige Anteile, die pars pallida, dem Urhirn zugehörig, und das Striatum im engeren Sinn, das sich gleichermaßen mit dem Neopallium entwickelt. Es ist das Zentrum aller motorischen Reaktionen auf thalamische Erregungen hin. Es ist vor allem das Zentrum der persönlichen Ausdrucksweise, der feinen Abstufung und der individuellen Ausführung einer Bewegung. Die Basalganglien, größtenteils Neuhirnanteil, stehen unserm gesuchten Hirnteil, der die elementaren Hirn-Körpergewichtsrelationen repräsentiert, entgegen und werden deshalb vom Stammrest abgetrennt. Man könnte hier einwenden, mit dem gleichen Recht sei auch der Thalamus vom Stammrest loszulösen, denn hier werden ja bereits elementare Gefühle und Affekte ausgelöst. Der Thalamus ist aber nicht zu trennen vom Hypothalamus (in der hier eingeschlagenen Arbeitsmethode), und dieser wiederum ist ein Reflexzentrum und Regulationsort für autonom innervierte Organe, also dem vegetativen System zugehörig.

Der Stammrest wird also, gemäß den Anteilen der verschiedenen Systeme (Elementar- und Integrationsapparate), bei Tieren gleicher Körpergröße nicht gleich groß sein. Er ist nicht nur abhängig von der Körpergröße, sondern, wie zwar das gesamte Gehirn, von dieser und der Entwicklungshöhe eines Tieres, doch liegt bei ihm, im Gegensatz zu den Integrationsorten, das Hauptgewicht auf Körpergröße. Seine Gültigkeit als Vergleichswert ist aber damit mehr oder weniger in Frage gestellt. Wir sind auf das Problem des Stammrestes hier schon vorwegnehmend eingegangen, weil es in unsern spätern Ausführungen von ausschlaggebender Wichtigkeit sein wird.

III. DER RELATIONSEXONENT

A. Einleitung.

Unsere erste Aufgabe ist die Prüfung der von *Dubois*, *Lapicque* und *Brummelkamp* angenommenen Konstanz des Relations-exponenten.

Um genaue Werte zu erhalten, müssen die Berechnungen mit Mittelwerten für das Hirn- und Körpergewicht durchgeführt werden. Dieser Forderung kann nur durch großes Zahlenmaterial Genüge geleistet werden. Weder *Dubois*, *Lapicque* noch *Brummelkamp* erfüllen sie. Ferner dürfen nur Arten, die eine Einheit bilden, miteinander in Verbindung gesetzt werden, d. h. also Arten, die auf Grund von palaontologischen und morphologischen Merkmalen eine enge Verwandtschaftsgruppe bilden. Die systematischen Grundlagen dieser Arbeit stützen sich auf die Ausführungen von *Simpson* (1945).

Die engste hier zur Darstellung gebrachte verwandtschaftliche Beziehung ist die innerhalb der gleichen Gattung, die nächstweitere die innerhalb eines Tribus, noch weiter, und hier am häufigsten zur Darstellung gelangend, die innerhalb der Unterfamilie und der Familie. Endlich werden auch Arten verschiedener Familien unter sich verbunden (innerhalb der gleichen Überfamilie), sofern der Charakter der Überfamilie ein einheitlicher ist.

Der Verlauf der Geraden wurde nach der Methode der linearen Regression (*Linder* 1946) ermittelt.

In der Gleichung der Regressionsgeraden

$$Y = y + b (x - \bar{x})$$

entspricht der Regressionskoeffizient b dem Relationsexponenten r . Die Geraden wurden daraufhin geprüft, ob sie untereinander signifikant different sind oder nur unwesentlich voneinander abweichen. Als Sicherheitsschwelle wurden die Wahrscheinlichkeitswerte $P = 5\%$, resp. $P = 1\%$ gewählt.

B. Die Resultate von Dubois.

Wir müssen uns hier zunächst mit den Werten von *Dubois* (1897) im Einzelnen auseinandersetzen. *Dubois* erhielt seinen Wert von $r = 0,56$, indem er den Relationsexponenten für je sieben Tierpaare berechnete. Seine Geraden wurden also nie kontrolliert durch eine dritte oder vierte Tierart. Wir bringen im Folgenden die sieben Gruppen von *Dubois* mit seinen genauen Relationsexponenten, dann die Werte, die wir für dieselben Gruppen auf Grund eines viel umfangreicheren Materials erhalten haben und endlich die Verbindungen von Arten innerhalb derselben Familien, wie sie uns nach den Befunden der Palaeontologie als richtig erscheinen.

1. *Hylobates syndactylus* – *Simia satyrus*, $r = 0,5493$ (*Dubois*)

2. *Hylobates leuciscus* – *Simia satyrus*, $r = 0,5854$ „

Eigene Werte: *Hylobates syndactylus* – *Simia satyrus*, $r = 0,56$

Hylobates leuciscus – *Simia satyrus*, $r = 0,57$

Diese Mittelwerte decken sich annähernd mit den Einzelwerten *Dubois*'. *Dubois* verbindet Gattungen, die verschiedenen Unterfamilien angehören.

Hylobates leuciscus – *Hylobates syndactylus*, $r = 0,69$

Unter Einbezug aller *Hylobatinae* erhalten wir: $r = 0,41$

Pan – *Simia* – *Gorilla*, $r = 0,52$

3. *Cephalophus maxwelli* – *Oryx beisa*, $r = 0,5769$

Eigene Werte: *Cephalophus* – *Oryx*, $r = 0,52$

Die beiden Arten gehören verschiedenen Unterfamilien an.

Alcelaphus – *Oryx beisa* – *Connochaetus*, $r = 0,63$

Allgemeine Bovidenlinie, $r = 0,48$

4. *Felis domestica* – *Felis puma*, $r = 0,5751$

5. *Felis puma* – *Panthera leo*, $r = 0,5446$

Eigene Werte: *Felis domestica* – *Felis puma*, $r = 0,60$

Felis puma – *Panthera leo*, $r = 0,40$.

Die Katze als Haustier sollte bei der Bestimmung der Geraden weggelassen werden, da bei Haustieren in fast allen Fällen eine Abnahme des Hirngewichtes gegenüber ihren wildlebenden Verwandten festzustellen ist. Die Diskrepanz der beiden Werte der Linien Katze–Puma und Puma–Löwe zeigt deutlich, daß die Werte nicht auf einer gemeinsamen Geraden liegen können.

Felidenlinie ohne Hauskatze, $r = 0,43$

6. <i>Mus musculus</i> – <i>Mus decumanus</i> ,	$r = 0,5564$
Eigene Werte: <i>Mus musculus</i> – <i>Mus decumanus</i> ,	$r = 0,53$
<i>Mus musculus</i> – <i>Epimys rattus rattus</i> ,	$r = 0,58$
<i>Apodemus</i> – <i>Mus decumanus</i> ,	$r = 0,53$
7. <i>Sciurus vulgaris</i> – <i>Sciurus bicolor</i> ,	$r = 0,5412$
Unter Einbezug anderer Arten dieser Gattung und mit Mittelwerten berechnet wird	$r = 0,43.$

Dubois hat zur Bestimmung seiner Relationsexponenten immer nur zwei Tiere genommen, die Gewichtsangaben beruhen außerdem in fast allen Fällen auf Einzelwerten. Die verwandtschaftliche Beziehung der gewählten Tierpaare ist oft nur eine entfernte. Außerdem sind zur Bestimmung auch Haustiere verwendet worden. Auf diese Weise vorgehend, fand *Dubois* einen konstanten Relationsexponenten für Säugetiere.

C. Konstanz oder Inkonstanz des Relationsexponenten.

Ein konstanter Wert für den Relationsexponenten besagt, daß in allen Tierverwandtschaften die größeren Tiere gegenüber den kleineren ihr Hirngewicht im selben Maße erhöhen. Die Hirn-Körpergewichtsbeziehung würde für Säugetiere einem allgemein gültigen Gesetze folgen. (Nach *Lapicque* 1907 hätte dieses Gesetz auch für die Vögel Geltung.)

Unsere eigenen Untersuchungen, die in Tabelle 1 zusammengestellt sind, zeigen aber mit aller Deutlichkeit, daß die *Dubois'schen* Ergebnisse als nicht richtig bezeichnet werden müssen. Wir sehen, daß der Relationsexponent für Säugetiere keine konstante Größe darstellt. Dasselbe gilt auch für die Vögel, wie *Portmann* (1947) nachweisen konnte.

Bei den Säugern umfaßt der Relationsexponent Werte von $r = 0,22$ bis $r = 0,85$. Die Extremwerte weichen um $+ 0,29$ und $- 0,34$ von der *Dubois'schen* Zahl ab. Innerhalb unserer Skala von Relationsexponenten finden wir keinen Wert von $r = 0,56$. Sehr nahe stehen ihm die Relationsexponenten der Mustelini (Gattung, $r = 0,55$), der Odocoileinae (Unterfamilie, $r = 0,57$), der Pongidae (Familie, $r = 0,57$), weiterhin der Canini (Gattung, $r = 0,54$) und der Microtini (Tribus, $r = 0,58$). Diese Werte um $r = 0,56$ gehören weder einer bestimmten Ordnung der Säugetiere noch einem bestimmten Verwandtschaftsgrad (Familie, Unterfamilie, Gattung etc.)

an. Wir können in diesem Wert von $r = 0,56$ nichts anderes sehen als einen angenäherten Mittelwert aus der Summe aller Relations-exponenten, die aus den verschiedensten Verwandtschaftsbeziehungen ermittelt wurden, der aber an sich keinerlei Bedeutung hat.

Die verschiedenen Werte der Relationsexponenten bedeuten also, daß es Gruppen gibt, die bei Zunahme ihres Körpergewichtes ihr Hirngewicht mehr steigern als andere Gruppen. Wenn wir z. B. einen Marder ($s = 1600$, $e = 21$) mit einem Hermelin ($s = 350$, $e = 5,9$) vergleichen, so zeigt es sich, daß beim Marder das Hirngewicht um ein Beträchtliches mehr gesteigert ist als dies etwa bei einem großen Javahörnchen ($s = 1400$, $e = 12$), verglichen mit unserem Eichhörnchen ($s = 330$, $e = 6,2$), der Fall ist.

Relationsexponenten.

Tabelle 1

Systemat. Einheit, innerhalb welcher die Arten verbunden werden	Arten	Relations- exponent
Ordnung: Insectivora	Sorex min. – Erinaceus europ.	$r = 0,63$
Überfamilie: Soricoida	Sorex min. – Crocidura russ. – Neomys – Talpa europ.	$r = 0,77$
Familie: Soricidae	Sorex min. – Crocidura russ. – Neomys	$r = 0,70$
Gattung: Sciurus	Sciurus vulg. – Sciurus carol. – Sciurus niger rufiv. – Sciurus bicolor	$r = 0,43$
Tribus: Marmotini	Cynomys – Marmota	$r = 0,80$
Unterfamilie: Petauristinae	Pteromys – Sciuropterus	$r = 0,75$
Tribus: Microtini	Microtus arv. – Evotomys glar. – Arvicola scherman – Fiber L.	$r = 0,58$
Unterfamilie: Murinae	Mus minutus – Apodemus silv. – Apodemus agr. – Epimys rattus alex. – Mus decu- manus	$r = 0,53$
Überfamilie: Cavoidea	Mus musc. musc. – Epimys rattus rattus	$r = 0,58$
	Cavia porc. – Cavia cobaia – Hydrochoerus capybara	$r = 0,74$
Gattung: Canini	Canis aureus – Canis lupus	$r = 0,54$
Unterfamilie: Caninae	Fennecus – Canis azare – Urocyon – Canis velox – Alopex – Vulpes vulpes – Canis lupus	$r = 0,48$
Unterfamilie: Procyoninae	Potos – Nasua narica – Nasua rufa – Pro- cyon lotor	$r = 0,32$

Systemat. Einheit, innerhalb welcher die Arten verbunden werden	Arten	Relations- exponent
Unterfamilie: Mustelinae	Mustela nivalis – Mustela erminea – Mustela putoris – Martes martes – Martes foina – Tayra barbara barbara ohne Tayra barb.	$r = 0,85$ $r = 0,81$
Gattung: Martes	Martes martes – Martes foina	$r = 0,55$
Tribus: Viverrini	Viverra zangalunga – Viverra civetta	$r = 0,33$
Familie: Viverridae	Genetta tigr. – Paradoxurus musanga – Ichneumia albic. – Viverra tang. – Viverra civetta	$r = 0,53$
Unterfamilie: Hyaeninae	Hyaena striata – Hyaena crocuta	$r = 0,77$
Unterfamilie: Felinae	Lynx rufus – Felis caracal – Felis puma – Panthera panth. – Panthera tigris – Panthera leo – Panthera tigris	$r = 0,43$
Unterfamilie: Suinae	Phacochoerus afric. – Sus scrofa	$r = 0,33$
Überfamilie: Suoidea	Pecari tayacu – Phacochoerus afric. – Sus scrofa	$r = 0,22$
Unterfamilie: Camelinae	Lama alpaca – Lama guanicoe – Lama glama – Camelus bactrianus – Camelus dromedarius	$r = 0,59$
Unterfamilie: Cervinae	Rusa porcinus – Pseudaxis sika – Dama dama – Rusa equinus – Rusa hippelaphus Cervus elephas	$r = 0,76$
Unterfamilie: Odocoileinae	(Hydropotes) – Capreolus capr. – Rangifer	$r = 0,57$
Unterfamilie: Bovinae	Boselaphus – Poephagus – Bison – Tauro- tragus	$r = 0,52$
Unterfamilie: Hippotraginae	Alcelaphus – Oryx beisa – Connochaetus gnu	$r = 0,63$
Unterfamilie: Antilopinae	Gazella dorcas – Antilopa cervicapra	$r = 0,41$
Unterfamilie: Caprinae	Ovis musimon – Rupicapra rupic. – Capra hircus – Ammotragus – Hemitragus	$r = 0,40$
Familie: Bovidae	Cephalophus maxwelli – Taurotragus	$r = 0,48$
Familie: Giraffidae	Okapi – Camelopardalis giraffa	$r = 0,30$
Gattung: Equus	Equus asinus – Equus zebra chapman – Equus caballus	$r = 0,42$
Familie: Tapiridae	Tapirus americ. – Tapirus indicus	$r = 0,60$
Gattung: Lemur	Lemur catta – Lemur mangoz – Lemur varius	$r = 0,51$
Familie: Lemuridae	Microcebus – Lemur catta – Lemur mangoz – Lemur var.	$r = 0,74$
Unterfamilie: Lorisinae	Nycticebus – Potto	$r = 0,62$
Familie: Lorisidae	Galago – Nycticebus – Potto	$r = 0,78$
Familie: Cebidae	Aotes – Cebus – Ateles – Lagothrix	$r = 0,46$

Systemat. Einheit, innerhalb welcher die Arten verbunden werden	Arten	Relations- exponent
Gattung: <i>Maccaca</i>	<i>Maccacus pileatus</i> – <i>Maccacus iavanicus</i> – <i>Maccacus rhesus</i> – <i>Maccacus fuscatus</i> – <i>Maccacus mulatta</i> – <i>Maccacus niger</i> – <i>Maccacus maurus</i> – <i>Maccacus nemestrinus</i>	$r = 0,51$
Gattung: <i>Cynocephalus</i>	<i>Cynocephalus porc.</i> – <i>Cynoceph. hama-</i> <i>dryas</i> – <i>Cynoceph. sphinx</i> – <i>Cynoceph.</i> <i>babuin</i>	$r = 0,43$
Gattung: <i>Cercopithecus</i>	<i>Cercopith. talapoin</i> – <i>Cercopith. mana</i> – <i>Cercopith. griseo-vir.</i> – <i>Cercopith. cyno-</i> <i>surus</i>	$r = 0,49$
Unterfamilie: Cercopithecinae	<i>Cercopithecus</i> – <i>Maccaca</i> – <i>Cercocebus</i> – <i>Cynocephalus</i>	$r = 0,62$
Unterfamilie: Hylobatinae	<i>Hylobates agilis</i> – <i>Hylobates laryngicus</i> – <i>Hylobates leuciscus</i> – <i>Hylobates syndac-</i> <i>tilus</i>	$r = 0,41$
Unterfamilie: Ponginae	<i>Pan</i> – <i>Simia satyrus</i> – <i>Gorilla</i>	$r = 0,52$
Familie: Pongidae	Hylobatinae – Ponginae	$r = 0,57$

D. Relationsexponent und Verwandtschaftsgrad.

Lapicque kam auf Grund seiner Arbeiten in den Jahren 1905/07 zu folgenden Ansichten: Verbindet man Tiere der gleichen Art oder Menschen des gleichen Geschlechtes oder der gleichen Rasse unter sich, so beträgt der Anstiegswert der Geraden $r = 0,26$. $r = 0,56$ ist der Anstiegswert der Geraden, wenn Arten einer höheren systematischen Einheit (Unterfamilie, Familie etc.) miteinander in Verbindung gesetzt werden. Daraus könnte abgeleitet werden, daß ein Zusammenhang bestehe zwischen der Höhe des Relationsexponenten und einzelnen Verwandtschaftsverhältnissen.

Nach unsern Resultaten gibt es keine allgemeine Regel, die besagt, daß bei enger Verwandtschaftsbeziehung die Werte der Relationsexponenten kleiner sind, als dies bei weiteren Beziehungen der Fall wäre. Zwar liegen die Werte für die Relationsexponenten der Gattungen, also einer sehr engen Verwandtschaftsbeziehung, unter $r = 0,56$, die der Arten (hier nicht zur Darstellung gelangend) liegen in der Regel auch ziemlich tief. Für alle weiteren Beziehungen als die der Gattung besteht keinerlei Gesetzmäßigkeit mehr. Einige wenige Beispiele mögen das Gesagte noch etwas deutlicher hervorheben: Bei den Carnivoren nehmen die engsten Verbindungen (innerhalb der Gattung, $r = 0,55$, $r = 0,54$) und die weiteste Ver-

bindung (innerhalb der Familie, $r = 0,53$) eine Mittelstellung ein. Bei den Artiodactylen liegt der Wert der Suoidea (Überfamilie) tiefer als derjenige der Suidae (Familie), der Relationsexponent der Familie der Cervidae liegt zwischen den Werten ihrer beiden Unterfamilien, der Cervinae und Odocoileinae.

E. Relationsexponent und Phylogenetische Ranghöhe.

Wir wollen nun noch untersuchen, ob zwischen der phylogenetischen Ranghöhe und der Größe des Relationsexponenten eine Beziehung, sei es eine proportionale (Ranghoch: hohe Werte des Relationsexponenten) oder eine umgekehrt proportionale (Rangniedrig: hohe Werte des Relationsexponenten), besteht.

Die folgende Liste, die nur sehr rangniedrige Gruppen aus verschiedenen Säugerordnungen und verschiedener systematischer Wertigkeit umfaßt, zeigt uns sofort, daß zwischen der Ranghöhe und der Größe des Relationsexponenten keine Beziehung besteht:

Sciurini	$r = 0,43$
Mustelinae	$r = 0,85$
Suidae	$r = 0,33$
Lemuridae	$r = 0,74$.

Zur Kontrolle sollen hier auch noch einige ausgesprochen ranghohe Gruppen angeführt werden:

Cavioidea	$r = 0,74$
Felinae	$r = 0,43$
Bovidae	$r = 0,48$
Ponginae	$r = 0,52$.

Einige Einzelheiten verdienen besondere Beachtung. Die Sciuro-morpha sind die rangniedrigsten Rodentier. Eine ihrer Gruppen nun, die Sciurini, weist den tiefsten Wert auf, die beiden andern Gruppen aber, die Marmotini und Petauristinae haben die höchsten Werte innerhalb der Rodentier.

Die Mustelinae, eine ausgesprochen rangniedere Gruppe, weisen den höchsten für Säugetiere vorkommenden Relationsexponenten auf. Dieser Wert wird noch übertroffen von einer ebenfalls zu den Marderartigen gehörenden Gruppe, den Melinae. Ihr Relationsexponent beträgt ca. $r = 0,90$. (Wert etwas unsicher, da Einzelwert).

Unter den Huftieren sind es die Ranghöchsten (Bovidae und Giraffidae), die sich, zusammen mit den rangniedrigsten Formen, den Suidae, durch die tiefsten Werte auszeichnen.

Die Prosimia haben durchwegs höhere Werte als die eigentlichen Affen.

Wir können also abschließend sagen, daß wir in der Inkonstanz des Relationsexponenten ein Faktum vor uns haben, das zu komplex und vielgestaltig ist, als daß es durch einfache Regeln erklärt werden könnte. Jede Gruppe hat ihre eigene Hirn-Körpergewichtsrelation, die zu erklären Aufgabe weiterer Untersuchungen sein müßte.

F. Der Relationsexponent der einzelnen Hirnteile.

Der Vollständigkeit halber haben wir auch die Relations-exponenten der einzelnen Hirnteile berechnet. Sie bestätigen in allen Punkten unsere eben gemachten Ausführungen. Eine Lösung des Problems des Relationsexponenten ist also keinesfalls von dieser Detailanalyse zu erwarten.

Die Werte der Relationsexponenten für die Hemisphären gehen von $r = 0,43$ bis $r = 0,83$. Sie weichen im allgemeinen nicht viel von denjenigen des Totalhirns ab. Die Werte für das Neopallium gehen von $r = 0,29$ bis $r = 0,90$ und die des Stammrestes von $r = 0,24$ bis $r = 0,81$. Bei ranghohen Gruppen ist im allgemeinen die Differenz zwischen den Relationsexponenten des Neopalliums und denjenigen des Stammrestes etwas größer als bei rangniedrigen, doch handelt es sich auch hier keineswegs um eine Regel.

G. Diskussion der Untersuchungen von Brummelkamp.

Unsere bisherigen Resultate erfordern hier eine Stellungnahme zu den Arbeiten von *Brummelkamp* (1939). Diese basieren auf den Arbeiten von *Dubois*. *Brummelkamp* findet, daß der Cephalisationsfaktor c innerhalb Gruppen verwandter Arten in regelmäßiger Weise variiert. *Dubois* glaubte, c variere gemäß den Reihen 1, 2, 4, 8, ... und 1, 1,5, 3, 6, ... *Brummelkamp* kombiniert die beiden Reihen: 1, 1,5, 2, 3, 4, 6, 8, ... Die Zahlen stimmen annähernd überein mit den Werten 1, 1,414, 2, 2,83, 4, 5,67, ... Diese können gleichgesetzt werden den Werten für $(\sqrt{2})^0$, $(\sqrt{2})^1$, $(\sqrt{2})^2$, ... Die Reihe 1, 2, 4, ... wird als solche mit großen, diejenige von $(\sqrt{2})^0$, $(\sqrt{2})^1$, $(\sqrt{2})^2$, ... als solche mit kleinen *Cephalisierungssprüngen* bezeichnet. *Brummelkamp* zieht nun durch die im Koordinatensystem eingetragenen Punkte eine Linie mit dem Relationsexponenten von $r = 0,56$, die die Hauptzahl dieser Punkte auf sich vereinigt. Die übrigen Punkte

werden durch Linien verbunden, die zur Hauptlinie parallel verlaufen. Die einzelnen Linien lassen sich auseinander entwickeln durch parallele Verschiebung in senkrechter Richtung über Entfernungen, die gleich irgend einem vielfachen von $\log. \sqrt{2}$ sind. *Brummelkamp* wandelt die Formel

$$\begin{aligned} e &= cs^r \text{ (Dubois)} \\ \text{um in} \quad E &= (\sqrt{2})^a s^{5/9}. \end{aligned}$$

Brummelkamp geht also aus von der Konstanz des Relations-exponenten. Die Linie mit dem Anstiegswert von $r = 0,56$ stellt für ihn die erwiesene Hirn-Körpergewichtsrelation dar. Dagegen haben wir, ausgehend von morphologisch gesicherten Verwandtschaftsbeziehungen, festgestellt, daß der Relationsexponent eine variable Größe darstellt. *Brummelkamp* würde nun aber jede Gerade, die wir auf Grund enger Verwandtschaftsbeziehungen erhalten haben und die vom Anstiegswert von $r = 0,56$ abweicht, in eine Anzahl unter sich parallel verlaufender Geraden von $r = 0,56$ auflösen, die sich nach rechts oben oder links unten gegeneinander verschieben. Die verschiedenen Arten einer unserer Geraden, die eine systematische Einheit bildet, müßten, sofern sie vom Anstiegswert von $r = 0,56$ abweicht, als auseinander entstanden betrachtet werden, wobei jedesmal ein sogenannter Cephalisierungssprung, eine Vermehrung oder Verminderung der Hirnmasse um einen ganz gewissen Betrag stattgefunden hätte.

Ferner verbindet *Brummelkamp* Formen, bei welchen mit seiner Methode ein solcher Sprung festgestellt ist, unter sich wiederum durch Linien mit dem Relationsexponenten von $r = 0,56$. Eine solche Gerade wird von ihm als Einheit behandelt. Er berechnet für jede von ihnen einen mittleren Cephalisationsfaktoren. Dabei werden die wirklichen systematischen Einheiten auseinander gerissen und Arten sehr verschiedener Familien miteinander in Verbindung gesetzt.

Wir haben den Nachweis erbracht, daß *Dubois* bei der Aufstellung des Relationsexponenten Arten verglichen hat, die systematisch keine zulässige Einheit darstellen. Die auf solcher Basis bestimmte Konstanz des Relationsexponenten ist durch unsere Zahlen widerlegt. Die objektive Beobachtung ergibt mit aller Deutlichkeit die Inkonstanz dieses Beziehungsfaktors. Infolgedessen kommt für uns die gesamte Auffassung der Cephalisation, wie sie *Brummelkamp* darstellt, nicht in Frage.

Wir müssen auch darauf hinweisen, daß eine evolutive Deutung der Cephalisierungssprünge von einem Ausgangspunkt ausgehen sollte, der biologisch begründet wäre. Als solche Ausgangsbasis käme nur die Linie in Betracht, die die verschiedenen Insektivoren miteinander verbindet. Denn diese bilden nach allen Kriterien der Paläontologie, der Morphologie und der Embryologie die archaischste Eutheriengruppe. (Über die besondere Stellung der Marsupialia siehe S. 179.) Gerade diese unterste, einzig in Frage kommende Linie, hat aber einen Relationsexponenten, der wesentlich vom *Dubois'schen* Wert abweicht ($r = 0,63$ statt $0,56$).

IV. INDICES

A. Einleitung.

Unsere Untersuchung über den Relationsexponenten hat ergeben, daß die *Dubois'sche* Formel $e = cs^r$ für eine Berechnung der Ranghöhe unbrauchbar ist, da der Relationsexponent r keine konstante Größe darstellt, und der Cephalisationsfaktor c somit als Vergleichswert dahin fällt. Auch die Arbeiten von *Anthony* scheinen uns, wie oben schon ausgeführt wurde, keine eindeutigen Resultate zu liefern.

Von der Überlegung ausgehend, daß das gegenseitige Verhältnis der einzelnen Hirnteile etwas über den Differenzierungsgrad eines Tieres, über seine Stellung aussagen müßte, ist hier nun versucht worden, auf einem andern Weg zur Ermittlung einer Rangordnung bei Säugetieren zu kommen. Aufschlußreich wird vor allen Dingen das Verhältnis der Integrationszentren zum Zentrum des mehr vegetativen Geschehens, d. h. das Verhältnis der „höhern“ zum „niedrigen“ Hirnteil sein. Wir unterscheiden im Säugerhirn drei Integrationsorte verschiedenen Ranges, das Neopallium, das Cerebellum und das Rhinencephalon. Die Gewichtswerte dieser drei Integrationsorte werden durch den Wert des Stammrestes geteilt. Die sich ergebenden Quotienten sind unbenannte Vergleichszahlen, d. h. *Indices*. Wir erhalten also einen Neopalliumindex, einen Cerebellumindex und einen Riechhirnindex. Diese Indexwerte sind aber anfechtbar, weil sich im Stammrest, dem Bezugswert selber, beträchtliche Anteile der Integrationsorte befinden. Man muß nach einer Bezugsgröße suchen, die möglichst frei ist von solchen Anteilen der Integrationsapparate. Bei der Diskussion der Arbeiten von

Brummelkamp wurde darauf hingewiesen, wie wichtig eine solche Bezugsgröße ist, sei es, wie bei *Brummelkamp*, eine *Bezugsgerade*, welche als Ausgangslinie genommen werden könnte, sei es, wie in unserm Fall, zur Ermittlung vergleichbarer Indexwerte. Man könnte sich eine theoretisch sinnvolle Bezugsgerade vorstellen als Linie, die unmittelbar unterhalb der Größenordnung der Beziehungslinien für Hirn- und Körpergewicht der Homoiothermen liegt, resp. durch deren niedrigste Werte bestimmt wird. Wir müssen also die niedrigste Stammrestlinie der Homoiothermen finden. Von der Linie, auf welcher diese Stammrestwerte liegen, darf man mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen, daß sie weitgehend die Grundbeziehung von Hirn- und Körpergewicht darstellt, d. h. also, daß in diesen Stammrestwerten die Anteile der Integrationsorte minimal sind. Die Werte dieser Linie wären die idealen Bezugsgrößen zur Ermittlung der Indices. Diese Linie kennen wir bis jetzt nicht.

Innerhalb der Eutheria – die Marsupialia werden hier mit Absicht weggelassen, auf ihre Stellung innerhalb der Säugetiere wird später eingegangen – sind die Insectivora die archaischesten Formen. Ihre Stammrestwerte sind die absolut niedrigsten. Kein anderer Säuger weist einen noch niedrigeren Stammrestwert auf. Durch vergleichende Untersuchungen von Halsmarkquerschnitten bei verschiedenen Säugetieren konnte man feststellen, daß im Stammrest der Insectivora am wenigsten Fasersysteme des Neuhirns enthalten sind. So beträgt der Anteil der Pyramidenbahnen am Totalquerschnitt des Halsmarks

beim Elefanten	4,8 %
Hund	6,7 %
Seehund	19,4 %
Kapuzineraffen	20,1 %
Menschen	30,0 %

(Zahlen aus *Elze*, in *Braus*, Anatomie des Menschen III.)

Der Pyramidenanteil am Halsmarkquerschnitt bei den Insectivora soll noch bedeutend geringer sein als derjenige beim Elefanten und auch als derjenige der Beutelratte (3,6 %), Zahlen werden keine angegeben (*Elze*, in *Braus*).

Die Stammrestwerte der Insectivora (*Neomys*, *Talpa*, *Erinaceus*) liegen auf einer Geraden, deren genaue Lage im Koordinatensystem

mit der Methode der linearen Regression (Linder 1946) bestimmt wurde. Diese Gerade stellt nun unsere Bezugslinie dar. Sie hat einen Relationsexponenten von $r = 0,48$. Die Ordnung der Insectivora umschließt ausnahmslos kleine Arten. Die größte unter ihnen, der Rattenigel (Zahlenangaben fehlen) erreicht etwa die Größe eines Marders. Die Insectivoren-Stammrestlinie muß deshalb extrapoliert werden. Auf dieser Geraden liegt für jede Körpergröße ein bestimmter Stammrest, derjenige Wert nämlich, den ein Tier als eigenen Stammrestwert besäße, wenn es zu den Insectivora gehören würde. Diese Stammrestwerte nennen wir *Grundzahlen*. Tiere gleicher Körpergröße haben eine gleiche Grundzahl. Diese Bezeichnung wurde von Portmann (1942) für die Indexberechnung bei Vögeln eingeführt.

Die Indices werden mit diesen Grundzahlen bestimmt. Wir können auf dieser Basis auch einen Stammrestindex berechnen. Er wird ein Ausdruck der Anteile der Neuhirnbahnen sein, aber auch mitbestimmt werden durch gewisse vegetative Zentren, die sich innerhalb der Säugetiere verschieden verhalten (z. B. Hypothalamus).

B. Indices des Totalhirns.

Wir bestimmen zunächst die Indices für das Totalhirn, d. h. wir teilen den Wert für das ganze Hirn durch die Grundzahl, die dem betreffenden Tier zukommt. Dies geschieht vor allem, weil das Material für das Totalhirn (Literaturangaben) größer ist, und das Bild auf diese Weise umfassender und vollständiger sein wird. Man muß sich aber bewußt sein, daß die Totalhirnindices uns nur annähernd Aufschluß geben können über die Stellung eines Tieres, sind doch in ihm gerade jene Ungenauigkeiten enthalten, die wir Dubois und anderen zum Vorwurf gemacht haben, die Ungenauigkeiten, die auf der verschiedenen Wertigkeit der einzelnen Hirnteile beruhen. Das Rangordnungssystem, das wir an Hand der Totalhirnindices aufstellen, wird, wie sich später zeigen wird, durch die Neopallialindices nuanciert, aber doch nicht im wesentlichen verändert. Auf Abb. 1¹⁾ sind die Indices des Totalhirns logarithmisch aufgetragen. Die logarithmische Darstellung wurde nur aus Platzgründen gewählt. Die Säugetiere wurden dabei im wesentlichen bis zu Familien (selten nur bis zur Überfamilie oder bis zur Unterfamilie) aufgeteilt. Für jede Familie ist sowohl ihr Mittelwert als auch die ganze Breiten-skala, die ihre einzelnen Vertreter einnehmen, aufgetragen. Die

¹⁾ Die graphischen Darstellungen dieser Arbeit verdanke ich Herrn W. Geiger.

Reihenfolge der einzelnen Ordnungen in der Tabelle wurde nach den Richtlinien der Palaeontologen und Systematiker vorgenommen. So wurden die Marsupialia auf den untersten Platz gestellt, wenn ihnen auch nach ihren Indexwerten ein anderer Rang zukommt. Die Tabelle der Totalhirnindices gibt uns folgendes Bild:

Die Werte steigen an von den Insectivora – Rodentia – Edentata – Fissipedia – Pinnipedia bis zu den Cetacea. Es entsteht eine Indexlinie, die zustande kommt durch einen beständigen Indexanstieg bei den genannten Gruppen. Dasselbe Ansteigen der Indices sehen wir, erst bei viel höheren Werten beginnend, bei den Perissodactyla, Artiodactyla und den Primaten.

Gewisse wichtige Züge des phylogenetischen Systems und damit einer möglichen Evolution der Cerebralisation werden hier mit aller Deutlichkeit wiedergegeben:

Insectivora – Rodentia.

Insectivora – (Creodontia) – Carnivora – Cetacea.

Tragulidae – Pecora.

Insectivora – Tupaia – Prosimia – Simia.

Diese Verschiebung der Indices gilt nicht nur für die Ordnungen innerhalb des Säugerstammes, sondern auch für die Familien innerhalb der Ordnungen (Tabelle 2).

Tabelle 2

	Phalangoidea
<i>Marsupialia</i>	Dasyuroidea
	Didelphoidea
	Erinaceidae
<i>Insectivora</i>	Talpidae
	Soricidae
	Megachiroptera
<i>Chiroptera</i>	Microchiroptera
	Hystricomorpha
<i>Rodentia</i>	Sciuridae
	Muridae
	Cricetidae
	Myrmecophagoidea
<i>Edentata</i>	Bradypodoidea
	Dasydopoidea

	Felidae
	Hyaenidae
	Viverridae
<i>Fissipedia</i>	Ursidae
	Canidae
	Procyonidae
	Mustelidae
	Phocidae
<i>Pinnipedia</i>	Odoboenidae
	Otaridae
	Phocaenidae
	Monodontidae
<i>Cetacea</i>	Delphinidae
	Balaenopteridae
	Balaenidae
	Elephas
<i>Paenungulata</i>	Procavia
	Equidae
<i>Perissodactyla</i>	Rhinocerotidae
	Tapiridae
	Giraffidae
	Cervidae
	Bovidae
<i>Artiodactyla</i>	Tragulidae
	Tylopoda
	Suidae
	Hippopotamidae
	Homo
	Ponginae
	Hylobatinae
	Cercopithecinae
	Cebidae
<i>Primates</i>	Hapalidae
	Lemuridae
	Lorisidae
	Tarsiidae
	Tupaüdae

In der Regel entspricht auch die Stellung der einzelnen Familien innerhalb der Ordnungen den Vorstellungen der Palaeontologen. Es gibt hier jedoch Ausnahmen: Tiergruppen, denen gemäß ihren Indices eine andere Stellung zukommt als diejenige, die ihnen die Palaeon-

tologen zuweisen. Es handelt sich hier vor allem um die Stellung der Sciuromorpha innerhalb der Rodentia und die der Bovoidea innerhalb der Ruminantia.

So gilt für die Rodentia: die Sciuridae stehen an der Basis der Rodentia. Sie sind deren primitivste Gruppe, aus ihnen entstehen die Myomorpha. Die Indices der Sciuridae sind viel höher als die der Myomorpha. Sie erreichen beinahe die Höhe der Indices der Hystricomorpha.

Für die Artiodactyla gilt: Die Bovoidea sind die Spitzengruppe der Artiodactyla. Dagegen zeigen sie niedrigere Indexwerte als die Tylopoda, Cervidae und Giraffidae.

Auf dieses Problem wollen wir erst weiter unten eingehen, wenn auch die Verhältnisse der einzelnen Hirnteil-Indices besprochen sind.

Die Totalhirnindices erlauben uns eine Einteilung in die bis anhin nur sehr vage gefaßten und von jedem Autoren wieder etwas anders verstandenen Begriffe der rangniederen, mittleren und ranghohen Tiere. Der Überblick erlaubt uns einen Einschnitt bei $\log. 15 = 1,18$, der die niederen von den mittleren, ferner einen solchen bei $\log. 100 = 2,00$, der die mittleren von den ranghohen Formen trennt, zu machen.

1. Die rangniedere Gruppe umfaßt folgende Familien:

(Die Zahlen sind die Mittelwerte der Familie oder der Einzelwert für eine Art, wenn die Familie hier nur durch diese eine Art repräsentiert wird).

a) ganz niedere:

Soricidae	2,35	}	Insectivora	3,00
Talpidae	3,98			
Erinaceidae	4,50			
Microchiroptera				3,10
Cricetidae	4,34	}	Muroidea	4,59
Muridae	4,84			

b) niedere:

Didelphoidea	5,78	}	Marsupialia	8,37
Dasyuroidea	7,64			
Phalangeroidea	11,70			
Megachiroptera				13,00
Sciuridae	11,75	}	Hystricomorpha	12,89
Capromyidae	9,80			
Hystricidae	14,50			
Cavioidea *	17,85			

Lagomorpha	10,68
Dasypodoidea	10,06
Bradypodoidea	12,80
Tragulid	14,50
Tupaia	9,55

2. Mittlere Gruppe.

Mustelidae	17,3	}	Fissipedia	25,7
Procyonidae	23,6			
Canidae	26,5			
Ursidae	40,3			
Viverridae	18,6			
Hyaenidae	25,4			
Felidae	27,9	}	Pinnipedia	48,8
Otaridae	41,7			
Odobenidae	46,8			
Phocidae	51,1	}	Mysticeti	49,1
Balaenidae	47,9			
Balaenopteridae	50,2	}	Perissodactyla	31,7
Procavia	15,8			
Tapiridae	22,7			
Rhinocerotidae	24,0	}	Artiodactyla	32,7
Equidae	48,4			
Hippopotamidae	18,2			
Suidae	24,6	}	(ohne Tragulus)	
Tylopoda	37,3			
Bovidae	29,5			
Cervidae	39,3	}	Prosimia	20,0
Giraffidae	47,0			
Tarsiidae	18,5			
Lorisidae	20,2	}	Simia	58,4
Lemuridae	24,0			
Hapalidae	21,1			
Cebidae	64,4	}	(ohne Hapalidae)	
Cercopithecidae	52,3			
Hylobatinae	50,8			
Ponginae	66,1			

3. Ranghohe Gruppe.

Delphinidae	147	}	Odontoceti	175
Monodontidae	170			
Phocaenidae	209			
Elefant	150			
Mensch	214			

Ein deutlicher Abstand besteht nur zwischen ranghohen und mittleren Formen. Innerhalb der Indexskala von 70–147 liegt kein einziger Wert. Man könnte sich vorstellen, daß einzelne Mysticeti einen Indexwert erreichen, der 70 um weniges übersteigt, doch bleibt der große Abstand zwischen mittlerer und hoher Gruppe in jedem Fall bestehen. Wir haben also in den Odontoceti, im Elefanten und im Menschen Spitzenformen vor uns. Vor allem soll hier auch darauf hingewiesen werden – ohne in den Problemkreis der Stellung des Menschen einzutreten – daß der Mensch, von den Menschenaffen weit getrennt, sich den Indexwerten der höchsten Säuger, der Odontoceti, ohne größern Abstand anschließt (*Phocaenidae* = 209, Mensch = 214). Die Leistung einer solchen Cerebralisationssteigerung wie diejenige des Menschen ist also im Tierreich mehrere Male erreicht worden. Dies zeigt aber auch, wie vorsichtig man anderseits bei der Beurteilung der psychischen Differenzierung auf Grund der Cerebralisation sein muß.

Von der Gruppe der ganz niederen bis zu den höchsten Vertretern der mittleren Gruppe sind die Übergänge mehr oder weniger fließend. Bei der Einteilung in niedere und ganz niedere Formen handelt es sich mehr um eine Nuancierung, welche vor allem den Unterschied zwischen *Myomorpha* einerseits, *Sciuromorpha* und *Hystricomorpha* anderseits, zur Darstellung bringt.

Die Ordnungen der Säugetiere verteilen sich also folgendermaßen auf die drei großen Gruppen:

1. Rangniedere:

Marsupialia	8,37
Insectivora	3,00
Chiroptera	8,53
Rodentia	9,71
Lagomorpha	10,68
Edentata	13,72

2. Mittlere:

Fissipedia	25,9
Pinnipedia	48,8
Procavia	15,8
Perissodactyla	31,7
Artiodactyla	32,7
Prosimia	20,0
Simia	58,4
Mysticeti	49,1

3. Ranghöhe:

Odontoceti	175
Elefant	150
Mensch	214

Diese Mittelwerte der Ordnungen zeigen die drei Gruppen mit aller Deutlichkeit. Die Übergänge sind hier nicht fließend, die Abstände vielmehr deutlich sichtbar.

Die Stellung der einzelnen Arten innerhalb der Familie und die der Familien innerhalb der Ordnung wollen wir, auch soweit sie das Totalhirn betreffen, erst an Hand der Teilhirnindices besprechen, die uns einen tiefern Einblick in das Problem der Cerebralisation gestatten. Wir gehen somit über zur Darstellung der Indices der einzelnen Hirnteile.

C. Indices der Hirnteile.

Der Neopalliumindex (N.-I.) (Abb. 2).

Das Neopallium ist das Zentrum der höchsten Integrationsorte. Seine Masse kann deshalb weitgehend als Maß des cerebralen Differenzierungsgrades des Gehirns gelten. Wir erachten den N.-I. als das oberste Kriterium der Cerebralisation einer Tierform.

Der Riechhirnindex (Rh.-I.) (Abb. 3).

Der Rh.-I. stellt für uns das einzige Zahlenmaß der Sinnesorganisation eines Tieres dar. Die Teile des Neopalliums, die der Sehsphäre und der akustischen Sphäre angehören, sind quantitativ nicht zu erfassen. Wir bestimmen neben dem Index mit der Grundzahl auch einen solchen mit dem eigenen Stammrest. Der Grund, weshalb dies geschieht, soll später angeführt werden.

Die Säugetiere werden im Hinblick auf die Sinnesorganisation in mikrosmatistische und makrosmatistische Formen eingeteilt. Der Rh.-I. wird uns Aufschluß geben über den Grad der Riechhirnausbildung. Zur Verhütung von Mißverständnissen soll schon an dieser Stelle vorausgeschickt werden, daß mit absolut makrosmatistisch solche Formen bezeichnet werden, bei welchen das Riechhirn größer ist als das Neopallium. Mikrosmatistisch im eigentlichen Sinne sind nur die Primaten sowie die Cetacea, für die aber Zahlen fehlen. Bei ihnen ist das Riechhirn in Prozent des Neopalliums ausgedrückt kleiner als eins. Alle Tierarten, deren Riechhirnwerte zwischen den genannten Extremformen liegen, müssen als relativ mikrosmatistisch

oder relativ makrosmatisch bezeichnet werden. Wir setzen auf Grund verschiedener sinnesphysiologischer Erwägungen eine Marke zwischen mikrosmatisch und makrosmatisch, indem wir alle diejenigen Formen, bei welchen das Riechhirn in Prozent des Neopalliums ausgedrückt größer als 15 ist, als makrosmatisch bezeichnen. Um aber ein wahres Bild von der Ausbildung des Riechhirns bei einer bestimmten Form zu erhalten, muß diese immer mit anderen Formen verglichen werden.

Der Cerebellumindex (C.-I.) (Abb. 4).

Die Ausbildung des Cerebellums wird vor allem von der Bewegungsart eines Tieres abhängen, von der Möglichkeit, neben den synchronen oder alternierenden Extremitätenbewegungen noch differenziertere Bewegungen auszuführen. So werden wir bei kletternden Formen und solchen mit besonderem Handgebrauch einen höhern Index vorfinden als bei Bodentieren. Zudem wird das Cerebellum auch mitbestimmt durch die Ausbildung und Inanspruchnahme des Gleichgewichtsorganes.

Der Stammrestindex (St.-I.) (Abb. 5).

Der St.-I. ist der uneinheitlichste aller Indexwerte. Er sagt sowohl über den Anteil der Neuhirnbahnen als auch über die Größe des vegetativen Apparates im weitesten Sinne etwas aus. Diese beiden Teile können wir vorderhand nicht auseinander halten.

Der Vergleich von Indices der einzelnen Hirnteile gibt uns die Möglichkeit, den verschiedenen Differenzierungsgrad der Gehirne zahlenmäßig zu fassen.

Wir betrachten nun zunächst jede einzelne Ordnung in Bezug auf ihre phylogenetische Stellung, Zentralisation und Differenzierung und ihre Indexverhältnisse. Wir werden sehen, wie weit sich die Stellung einer Ordnung und deren Familien im palaeontologischen System und im Rangordnungssystem der Indexwerte deckt, wo Differenzen entstehen und wie dieselben eventuell aufzufassen sind. Anschließend daran sollen die Gesetzmäßigkeiten der einzelnen Indices innerhalb der Säugetiere allgemein zu fassen versucht werden.

a) Diskussion der Hirnteilindices der einzelnen Ordnungen (Tabelle 3 und 4).

1. Insectivora.

Die Merkmale dieser Gruppe sind die primären Eigenschaften der Säugetiere. Über ihre Abstammung herrscht noch vielfach Unklar-

Tabelle 3

	Neop.- Index	Riechh.- Index	Cereb.- Index	Stamm.- Index
Soricidae	0,759	0,347	0,209	1
Talpidae	1,13	1,38	0,562	1
Erinaceidae	0,776	1,82	0,575	1
Microchiroptera	1,13	0,405	0,516	1,41
Sciuridae	5,23	0,837	1,76	3,34
Cricetidae	1,80	0,542	0,571	1,17
Muridae	1,92	0,628	0,608	1,28
Capromyidae	4,75	0,803	1,24	2,40
Hystriidae	7,25	1,51	2,04	2,75
Cavioidea	7,00	1,28	1,72	2,95
Oryctolagus	4,60	0,776	1,29	2,82
Lepus	5,10	0,813	1,34	2,67
Dasypus	2,82	3,80	1,74	2,02
Mustelidae	13,2	1,22	2,24	2,71
Procyonidae	13,2	1,41	2,82	3,63
Canidae	16,7	1,68	3,02	4,23
Ursidae	23,3	2,17	5,10	4,65
Hyaenidae	16,9	2,36	2,82	3,56
Felidae	18,4	1,08	3,29	4,02
Procavia	8,51	1,58	1,74	2,82
Elefant	70,0	1,36	30,20	9,95
Tapiridae	12,6	1,82	2,92	3,20
Equidae	32,3	1,65	5,34	6,82
Suidae	14,1	1,15	2,34	3,44
Tylopoda	23,1	1,58	4,34	5,15
Odocoileinae	18,8	1,82	3,52	4,91
Cervinae	28,2	2,30	4,00	6,26
Giraffidae	29,5	1,66	3,89	4,57
Bovidae	20,1	1,44	3,17	4,63
Prosimia	13,5	0,96	3,24	3,72
Cebidae	53,7	0,268	7,25	6,92
Cercopithecidae	38,3	0,229	4,44	5,12
Ponginae	49,0	0,037	7,59	4,47
Homo	170,0	0,229	25,70	10,00

Tabelle 4

	N.-I. in % des T.-I.	Rh.-I. in % des N.-I.	C.-I. in % des T.-I.	St.-I. in % des T.-I.
Soricidae	32,3	45,6	8,9	42,5
Talpidae	28,4	123,0	14,0	25,1
Erinaceidae	17,3	234,0	12,8	22,2
Microchiroptera	32,6	35,8	14,9	41,0
Sciuridae	44,6	16,0	15,1	28,6
Cricetidae	41,5	30,0	13,1	26,9
Muridae	39,6	32,8	12,6	26,5
Capromyidae	48,5	16,9	12,6	24,5
Hystricidae	50,8	20,8	14,1	19,0
Cavioidea	50,0	18,2	12,3	21,1
Oryctolagus	47,0	16,9	13,2	28,8
Lepus	49,0	16,0	12,9	25,7
Dasytus	25,7	135,0	15,8	18,4
Mustelidae	61,5	9,3	10,5	12,7
Procyonidae	59,0	10,7	12,6	16,2
Canidae	60,0	10,1	10,8	15,2
Ursidae	62,0	9,3	14,0	12,5
Hyaenidae	62,0	14,0	10,3	13,0
Felidae	66,0	5,9	11,8	14,4
Procavia	54,0	18,6	11,0	18,0
Elefant	70,0	1,3	20,0	6,6
Tapiridae	59,0	14,4	13,6	15,0
Equidae	67,0	5,1	11,0	14,0
Suidae	62,0	8,15	10,3	15,1
Tylopoda	64,0	6,85	12,0	14,2
Odocoileinae	62,5	9,70	11,7	16,3
Cervinae	68,5	8,15	9,7	15,2
Giraffidae	71,0	5,60	9,4	11,0
Bovidae	68,0	7,15	10,7	15,7
Prosimia	58,0	7,10	14,3	15,9
Cebidae	80,0	0,50	11,0	10,4
Cercopithecidae	77,0	0,59	8,9	10,2
Ponginae	78,0	0,08	12,0	7,1
Homo	80,0	0,29	12,0	4,6

heit. Es wird angenommen, daß ihr Ursprung und auch ihre Differenzierung eine sehr frühe gewesen sein muß. Sie sind nach *Franz* archaische Formen mit Spezialisierung.

Die Totalhirnindices (T.-I.) sind sehr niedrig, die tiefsten, die bei Säugetieren überhaupt vorkommen. Maulwurf und Igel weisen eine starke Dominanz des Riechhirns auf, bei den Soricidae hingegen überwiegt das Neopallium. Der C.-I. ist bei allen, besonders aber bei *Neomys* niedrig, doch ist der Anteil des Cerebellums am Totalhirn bei den Insectivoren durchaus gleich groß wie bei den übrigen Säugetieren. Die St.-I. sind natürlich = 1, da sie ja unsere Linie, auf welcher die Grundzahlen liegen, bestimmen.

Die Verhältnisse der Indices bestätigen hier vollkommen die Vorstellungen der Palaeontologen über die basale Stellung dieser archaischen Gruppe innerhalb der Eutheria.

2. Chiroptera.

Ursprung und Differenzierung dieser Ordnung sind sehr alt. Ihre Formen leiten sich wahrscheinlich von kletternden Insectivoren ab. Die Kleinflatterer weisen mehr primäre Merkmale auf als die Großflatterer.

Die T.-I. bestätigen, daß die Megachiroptera viel höher stehen als die Microchiroptera. Der Abstand, der die beiden Unterordnungen trennt, ist ein beträchtlicher. Die Microchiroptera liegen innerhalb der Indexskala der Insectivora, während die Megachiroptera Indices in der Höhe der Hystricomorpha aufweisen. Die Fledermäuse sind extrem differenzierte Formen. Sie weisen auch eine Reihe von Merkmalen auf, die im Sinne einer Elevation, d. h. also einer Zentralisierung und Differenzierung gedeutet werden können. Das gilt für Mega- und Microchiroptera. Ihre Jungenzahl ist klein. Die Neugeborenen sind dem Nestflüchterzustand nahe, und Nestflüchtertum ist ja die Regel bei ranghohen Säugern. Die Elevation betrifft aber auf keinen Fall das Gehirn, da die Microchiroptera ja extrem niedrige Indiceswerte haben.

Die Hirnteilanalyse zeigt, daß es sich bei den Kleinflatterern um Formen mit geringem Neopalliumanteil handelt. Die Fledermäuse sind neben Insectivoren und Gürteltieren die makrosmatischsten Formen. Das Cerebellum, an sich klein, ist relativ, d. h. in Prozent des Totalhirns, sehr groß. Es handelt sich ja um flugfähige Formen. Die Hauptentwicklung des Gehirns liegt im Stammrest. Ob diese

Dominanz des Stammrestes mit der Komplikation und der Besonderheit der Lebensweise im Zusammenhang steht, ist nicht sicher zu entscheiden.

3. Rodentia.

Die Rodentia führt man wahrscheinlich auf Insectivora der Kreidezeit zurück. Die frühesten und primitivsten Nager sind die Sciuridae. Die Cricetidae, deren Ursprung nicht bekannt ist, stehen bedeutend höher als Hörnchenartigen (auf Grund odontologischer Merkmale). Wie die Cricetidae und Muridae zusammenhängen, ist ebenfalls nicht bekannt. Die Hystricomorpha sind die Spitzengruppe der Nager.

Die Sciuiomorpha sind gestaltlich sehr primitiv und unter sich wenig verschieden. Sie sind spezialisierte Formen in Bezug auf ihren Lebensbereich. Die Myomorpha sind gestaltlich ebenfalls sehr primitiv und einheitlich. Sie haben keinen speziellen Lebensbereich. Sie sind die dominanteste, artenreichste und weitverbreitetste Gruppe der Säugetiere überhaupt. Auch die Hystricomorpha sind primitive Formen in bezug auf Körpergestaltung. Wenn sie auch über gewöhnliche Nagergröße hinausgehen, so bleiben sie doch bodennah. Einzelne Arten haben, ohne die Körperform zu verändern, Spezialorgane erworben, so die Stachelschweine und die Biberratten. Die eigentlichen Cavioidae sind plumpe Formen ohne Spezialorgane.

Das eben Ausgeführte ergibt folgende Rangordnung:

Hystricomorpha
Muridae
Cricetidae
Sciuridae.

Die Indexwerte bringen eine überraschende Umstellung der Sciuridae:

Hystricomorpha
Sciuridae
Muridae
Cricetidae.

Die N.-I. bestätigen diese Liste, die zunächst nur nach den T.-I. bestimmt wurde. Die Hystricomorpha sind also auch nach den Indices zu schließen die Spitzenformen der Rodentia. Innerhalb der

an sich hohen Stellung der ganzen Unterordnung variieren die einzelnen Familien ziemlich stark. So stehen die Capromyidae viel tiefer als die Hystricidae und Caviioidea. Die Myomorpha haben sehr niedrigere Indices. Sie schließen sich direkt an die Insectivoren an. Die Sciuromorpha hingegen haben beinahe die Höhe der Hystricomorpha erreicht. Auch die höchsten Formen der Cricetidae und Muridae haben viel tiefere Indices als die niedrigsten Hörnchenartigen. Eine Gruppe also, die von Palaeontologen als niederstehend taxiert wird, als primitivste Gruppe einer ganzen Ordnung, hat fast dieselbe Höhe der Cerebralisation erreicht wie die Spitzengruppe dieser Ordnung. Das ist selbstverständlich kein Beweis gegen die Auffassung der Systematiker über die Phylogenie dieser Formen. Es zeigt lediglich, daß eine nach morphologischen Kriterien primitive Gruppe eine sehr starke Steigerung des Gehirns erfahren hat, daß die heutigen Vertreter dieser Gruppe viel höher cerebralisiert sind als die Formen, die einst aus Verwandten entstanden sind.

Indessen darf die Höhe der Indices des Totalhirns bei den Sciuromorpha nicht über die Unterschiede der Hystricomorpha und der Hörnchenartigen hinwegtäuschen. Die N.-I. dieser letzteren sind gegenüber denjenigen der Hystricomorpha, besonders der Hystricidae und Caviioidea deutlich geringer, was besonders klar am prozentualen Anteil des Neopalliums am Totalhirn zum Ausdruck kommt. Der Riechhirnanteil ist bei den verschiedenen Sciuromorphenarten sehr unterschiedlich ausgebildet. Der hohe T.-I. beruht vor allem auf einem großen Stammrestanteil. Der St.-I. der Hörnchen ist der höchste für Rodentier vorkommende. Neben dem Stammrest ist auch das Cerebellum besonders bei den eigentlichen Hörnchen hoch entwickelt.

Dem gegenüber beruht die Höhe des T.-I. bei den Hystricomorpha vor allem auf einer Steigerung des Neopalliums. Stammrest und Cerebellum sind bei ihnen geringer ausgebildet als bei den Sciuromorpha. Das Aguti soll hier besonders erwähnt werden, weil seine Hirnausbildung wesentlich von derjenigen der andern Hystricomorpha abweicht. Es zeichnet sich durch einen sehr hohen St.-I. und einen ebenfalls hohen R.-I. aus.

Die Myomorpha, eine außerordentlich einheitliche Gruppe, haben eine niedrigere Gesamtorganisation des Gehirns. Das Neopallium und das Cerebellum sind nur gering entwickelt. Der St.-I. ist relativ hoch. Die Myomorpha sind vor allem gekennzeichnet durch einen großen Riechhirnanteil, sie sind die makrosmatischsten Formen der Nagetiere.

4. Lagomorpha.

Die Lagomorpha sind in vielen Merkmalen primitiver, in andern aber höher entwickelt als die Rodentia (Simplicidentata). Sie scheinen sich in der Kreidezeit von einem allgemeinen Nagervorfahren abgespalten zu haben, denn sie liegen von Anfang an klar getrennt von den Rodentia vor. Die Leporidae sind eine, in Bezug auf Körpergestaltung, außerordentlich einheitliche Gruppe. Biologisch betrachtet aber besteht ein großer Unterschied zwischen Kaninchen (Wildkaninchen) und Hasen. Die ersteren gehören zu den Nesthockern, während die Hasen Nestflüchter sind. Wir ordnen also den Hasen eine höhere Stellung zu, was die Indices auch bestätigen. Die Hasen haben gegenüber den Wildkaninchen einen größern N.-I., einen größern C.-I. und einen kleinern St.-I., alles Kriterien einer Höherstellung.

Die Leporidae stehen etwas unterhalb der Sciuiomorpha. Sie nehmen also innerhalb der gesamten Nagergruppe eine Mittelstellung ein. Dies stimmt mit der Tatsache überein, daß sie in vielem höher, in anderem wiederum weniger hoch entwickelt sind als die Rodentia.

5. Edentata.

Aus dieser Ordnung steht nur eine einzige Hirnteilanalyse zur Verfügung, die des Zottengürteltiers. Im übrigen stützen sich unsere Angaben nur auf die T.-I.

Simpson (1945) leitet die Edentata von Proto-Insectivora aus dem frühen Palaeocän ab. Er faßt dabei die Überfamilien der Myrmecophagoidea und der Bradypodoidea in die gleiche Infraorder Pilosa zusammen und stellt sie der Infraorder Cingulata gegenüber, welche u. a. die Gürteltiere umfaßt.

Die T.-I. zeigen uns, daß die Gürteltiere am tiefsten stehen. Die Bradypodoidea nehmen eine Mittelstellung ein. Die Myrmecophagoidea haben, durch einen großen Abstand von den Bradypodoidea getrennt, die höchste Stellung der Edentata inne. Die Gürteltiere stehen auf der Höhe der Lagomorpha und der Nutria, die Faultiere auf derjenigen der Megachiroptera, und die Myrmecophagoidea, die ja schon der Mittelgruppe angehören, auf der Stufe der Mustelidae und Viverridae, also der primären Raubtiergruppen.

Die Hirnteilanalyse des Gürteltiers ergibt folgendes: der N.-I. ist sehr tief, kaum höher als der des Meerschweinchens. Der R.-I. ist der höchste für Säugetiere vorkommende. Das Cerebellum ist im

Verhältnis zum Totalhirn sehr groß, prozentual größer als das der übrigen Säuger (15,8 %). *Arriens Kappers* (1926) gibt für den prozentualen Cerebellaranteil am Totalhirn von *Choloepus didactylus* 17,6 %. Er bringt diesen erstaunlich hohen Cerebellaranteil mit der ganz besonderen Lebensweise dieses Tieres in Zusammenhang, vor allem mit der enormen Beanspruchung der Extremitäten beim Hängen.

Die Edentata sind ein typisches Beispiel für extrem spezialisierte Formen. Bei primitiver Gesamtorganisation sind einige Merkmale adaptativ stark verändert. Sie bilden nach *Franz* (1935) einen sogenannten Seitenzweig des Stammbaumes. Die Entwicklung geht in die Breite und nicht mehr in die Höhe, wobei innerhalb der Edentata drei Gruppen deutlich zu unterscheiden sind.

Die Stellung, die die Edentata gemäß ihren T.-I. einnehmen, muß als zu hoch bezeichnet werden. Es ist auch für die übrigen Formen anzunehmen, daß, wie beim Gürteltier, die Entwicklung des Gehirns vor allem auf einer Dominanz des Riechhirns beruht. Die für die Beurteilung der Ranghöhe entscheidenden N.-I. würden somit durchwegs ziemlich klein sein und der ganzen Ordnung einen tiefer stehenden Platz zuweisen.

6. Fissipedia.

Die recenten Fissipedia entstammen, früh schon in zwei Überfamilien, die Feloidea und Canoidea getrennt, den Eucreodi. Die primären Formen der Canoidea sind die Mustelidae und die Canidae. Aus den Canidae entwickelten sich Procyonidae und Ursidae. Die Felidae trennen sich sehr früh von den Viverridae, im Gegensatz zu den Hyaenidae, die ein später Seitenzweig der Viverridae sind. Mustelidae und Felidae nehmen nach *Simpson* eine etwas isolierte Stellung ein.

Die Feloidea sind mehr zentralisiert und sehr viel einheitlicher in Bezug auf Körpergestalt und Lebensgewohnheiten als die Canoidea, die mehr spezialisierte Formen aufweisen. Nach *Franz* sind die Felidae der Prototyp einer einheitlichen, zentralisierten Gruppe. Die einzelnen Arten der Familie unterscheiden sich im wesentlichen nur in Größe und Färbung. Diese Einheitlichkeit erscheint *Franz* als ein Kriterium außerordentlicher Ranghöhe.

Die Mustelidae sind primäre Gruppen mit sehr früher Spezialisierung. Die recenten Canidae sind sehr primitiv. Die Ursidae bilden innerhalb der Raubtiere eine eigenartige Sondergruppe. Sie weisen

sehr viele primitive Merkmale auf, wie Sohlengang, geringe Augen-größe u. a. m. Gestaltlich sind sie nicht differenziert. In Bezug auf die Lebensweise unterscheiden sie sich von den andern Raubtieren durch die Fähigkeit des Aufrichtens und durch Klettern. Sie sind die extremsten Nesthocker der Säuger überhaupt.

Nach dem eben Ausgeführten müßten wir also fordern, daß die Feloidea als zentralisierte Gruppe über den Canoidea stehen würden. Innerhalb der Feloidea müßte sich die Stufung: Viverridae, Hyaenidae, Felidae ergeben, wobei der Abstand zwischen den ersten beiden Familien kleiner sein müßte als der zwischen Hyaenidae und Felidae. Innerhalb der Canoidea würde die Reihenfolge: Mustelidae, Canidae, Procyonidae, Ursidae, gelten.

Die T.-I. zeigen, daß die geforderte Reihenfolge innerhalb der Feloidea bestätigt wird. Hingegen ist der große Abstand zwischen Viverridae und Hyaenidae und nicht zwischen diesen und den Felidae. Die Felidae stehen zwar etwas höher als die Canidae, kommen aber lange nicht an die Bären heran. Die Mustelidae haben die niedrigsten Indices innerhalb der Canoidea. Die Canidae selber stehen über den Procyonidae, hier hat wiederum eine stammesgeschichtlich ältere Gruppe eine größere Gehirnentwicklung erfahren, als eine aus ihr entstandene Gruppe. Die Ursidae stehen an der Spitze der Landraubtiere. Sie sind durch einen großen Abstand von den übrigen Fissipedia getrennt.

Die N.-I. geben in großen Zügen die Verhältnisse der T.-I. wieder. Sie erlauben uns aber einige sehr wichtige Feststellungen. Die N.-I. der Mustelidae und Procyonidae sind gleich groß, im Gegensatz zum größern T.-I. der Kleinbären. Der prozentuale Anteil des Neopalliums am Totalhirn ist also bei den Marderartigen größer. Auch die Bären haben, verglichen mit ihrem sehr hohen T.-I., einen geringern N.-I. Der Unterschied zwischen Hyaenidae und Felidae, im T.-I. nur gering, tritt beim Vergleich der Neopalliumwerte sehr deutlich hervor. Die Felidae haben prozentual den größten Neopalliumanteil aller Fissipedia.

Aufschlußreich sind die Rh.-I. Dieser ist sehr groß bei den Hyaenidae. Sie sind die makrosmatischsten Formen der Fissipedia. Die Felidae haben den kleinsten Rh.-I. Dies zeigt, neben der Differenz im N.-I., wiederum deutlich den großen Unterschied in der Stufe der Rangordnung zwischen Felidae und Hyaenidae, der im T.-I. nur wenig zum Ausdruck kommt. Unter den Canoidea sind die Mustelidae die mikrosmatischste Familie. Canidae und Procyonidae haben einen

wesentlich höhern Rh.-I. Der größere Anteil des Riechhirns zeigt sich deutlicher, wenn wir dieses in Prozent des Neopalliums ausdrücken. Der Riechhirnanteil der Ursidae ist beträchtlich. Die Fernorientierung der Bären ist ja vorwiegend eine geruchliche.

Der C.-I. erreicht seinen höchsten Wert bei den Ursiden. Dies stimmt durchaus mit den Hinweisen der Literatur überein, daß die Bären sich durch ein großes Cerebellum auszeichnen. Der C.-I. der Procyonidae ist, ihrem niedrigen T.-I. entsprechend, nicht sehr groß. Der prozentuale Anteil des Cerebellums an diesem kleinen Hirn zeigt aber, daß die Procyonidae den Verhältnissen, wie sie bei den Bären vorliegen, am nächsten kommen. Auch die Felidae haben einen großen C.-I. Bei den Canidae, Mustelidae und Hyaenidae ist er klein.

Die St.-I. sind ziemlich einheitlich. Bei den Bären ist dieser Index groß, verglichen aber mit ihrem hohen Hirngewicht, beträgt der Stammrest gerade bei ihnen nur einen kleinen Prozentsatz. Bei Mustelidae und Hyaenidae ist der St.-I. gering, bei Canidae und Felidae ist er etwas größer. Prozentual am größten ist er bei den Procyonidae.

Zusammenfassend ist zu sagen:

Die Mustelidae, die einen tiefen T.-I. aufweisen, stehen nach ihrem N.-I. auf der gleichen Stufe wie die Procyonidae. Sie sind in Bezug auf Indexverhältnisse eine sehr uneinheitliche Gruppe.

Die Canidae haben einen relativ kleinen N.-I. Die Entwicklung ihres Gehirns beruht im wesentlichen auf einem großen Stammrest und einem hohen Riechhirnanteil.

Auch bei den Procyonidae ist die Entwicklung des Neopalliums gering. Alle andern Hirnteile sind gut entwickelt. Die beiden Familien, Procyonidae und Canidae stehen somit, verglichen mit den Verhältnissen bei den Mustelidae, deren Hirnentwicklung vor allem eine solche des Neopalliums ist, tiefer, als es nach der Höhe ihrer T.-I. anzunehmen wäre.

Die Hyaenidae sind gekennzeichnet, und dies vor allem im Gegensatz zu den Felidae, durch einen geringen Neopalliumanteil, ein kleines Cerebellum und durch ein großes Riechhirn.

Das Felidengehirn muß als ziemlich ranghoch betrachtet werden, da seine Entwicklung auf einer Dominanz des Neopalliums beruht. Auch das Cerebellum ist hoch entwickelt. Die Katzenartigen sind sich auch in Bezug auf Indexwerte außerordentlich ähnlich.

Die Ursidae nehmen die Spitzenstellung der Landraubtiere ein. Das Hauptgewicht ihrer Hirnentwicklung betrifft das Cerebellum und, wenn auch in geringerem Maße, das Neopallium.

Die Bären haben sich sehr spät erst vom allgemeinen Canidenstamm gelöst und eine Spitzenstellung erreicht. Auf der anderen Seite haben die Felidae, die sich sehr früh vom Viverridenstamm abgetrennt haben, auch eine hohe Stellung erreicht.

7. Pinnipedia.

Für die Wasserraubtiere stehen nur Werte für das Totalhirn zur Verfügung. – *Simpson* teilt die Pinnipedia in drei Familien, Otariidae, Odobenidae und Phocidae, ein. Er nimmt als ziemlich gesichert an, daß die Pinnipedia ein früher Seitenzweig eines wenig differenzierten, hundeartigen Vorfahren aus dem späten Eocän oder frühen Oligocän sind. Sicher sind Otariidae und Odobenidae aus derselben Form entstanden. Ob dies für die Phocidae auch gilt, ist fraglich. Die Pinnipedia sind wohl spezialisierte, aber zugleich auch zentralisierte Formen von hoher Gesamtorganisation. Sie entsprechen dem *Franz*'schen Begriff der Elevation. Die Indices, die sich jenen der Bären anschließen, steigen von den Otariidae über die Odobenidae zu den Phocidae. Die Wasserraubtiere haben die Stufe der höheren Affen erreicht.

8. Cetacea.

Simpson bezeichnet die Wale als die abwegigste Säugergruppe. Ihre Klassifikation ist schwierig. Sie entstammen wahrscheinlich einem relativ alten undifferenzierten Eutherienstamm. Ihre Abspaltung ist früher anzusetzen als diejenige der Pinnipedia. *Simpson* stellt die Mysticeti höher als die Odontoceti, während *Kellog* (in *Simpson* 1945) die umgekehrte Rangordnung vornimmt und unter den Odontoceti den Phocaenidae den höchsten Platz einräumt.

Die Prüfung der Indices spricht für *Kellog*. Die Mysticeti stehen sehr viel tiefer als die Odontoceti. Die Indices der Mysticeti sind gleich groß wie die der höchsten Pinnipedia. Die Odontoceti hingegen, deren Werte von den Delphinidae über die Monodontidae zu den Phocaenidae ansteigen, haben mit dieser letzten Familie beinahe die Höhe des Menschen erreicht.

Was die einzelnen Hirnteile anbelangt, so müssen wir uns auf das Deskriptive beschränken, da uns keine Hirnteilanalyse zur Verfügung steht. Von *Ariens Kappers* übernehmen wir zwei Zahlen für den prozentualen Anteil des Cerebellums am Totalhirn:

Phocaena comm.	15,0 %
Balaenoptera	18,95 %.

Diese zwei Zahlen zeigen, daß das Cerebellum der Wale sehr groß ist, worauf auch *Grünthal* (1941), dem wir das Folgende entnehmen, hinweist. Das Delphingehirn zeichnet sich nach *Grünthal* aus durch eine auffallende Analogie mit dem Gehirn der höheren Affen, speziell der Menschenaffen; stark gefurchtes, großes Neopallium, sehr große Cerebellumhemisphären, kleiner Wurm. Das Riechhirn ist stark reduziert, bulbus, lobus und tractus olf. sind nicht vorhanden, die Riechrinde dagegen ist gut ausgebildet, wenn auch in ihrem Anteil sehr gering. *Grünthal* weist darauf hin, daß beim Delphin von einem andern Ausgangspunkt her und auf einem anderen Wege als dem der Primaten, das Säugetierhirn ein zweites Mal die Primatenstufe erreicht hat. Wir möchten hier noch weiter gehen und sagen, daß im Gehirn der Odontoceti nicht nur die Primatenhöhe ein zweites Mal erreicht wurde, sondern daß wir, zahlenmäßig wenigstens, Verhältnisse vor uns haben, die an diejenigen beim Menschen erinnern. Der Delphin, dessen Körpergewicht dasjenige des Menschen nur um weniges übersteigt, hat ein gleich schweres Gehirn wie dasjenige das für *Pithecanthropus* errechnet worden ist.

9. Proboscidea: Elefant.

Der indische und der afrikanische Elefant sind die überlebenden Arten einer aussterbenden Ordnung, die ihre Hauptentfaltung im Tertiär hatte. Nach *Franz* sind die Elefanten ein typisches Beispiel für einen sogenannten Reliktfall. Er schreibt ihr Überleben hauptsächlich der hohen Ausbildung ihres Gehirns zu. Es handelt sich hier also um eine archaische, sehr spezialisierte und zugleich hoch cerebralisierte Form.

Der T.-I. des indischen Elefanten liegt auf der Höhe der Werte für die Odontoceti. Der Elefant gehört somit zur Gruppe der ranghohen Formen. Neopallium und Cerebellum sind hoch entwickelt. Der Rh.-I. ist, verglichen mit dem des Neopalliums, sehr klein, doch ist der Anteil des Riechhirns beim Elefanten beträchtlich größer als bei den Primaten. Der C.-I. ist der größte bei Säugetieren überhaupt vorkommende. Das Cerebellum beträgt 20 % des Totalhirngewichtes.

Ob diese Tatsache mit der Ausbildung des Rüssels, eines Greiforganes, das zu äußerst differenzierten Bewegungen fähig ist, in Zusammenhang steht, kann zur Zeit nicht gesagt werden. Der St.-I.

ist gleich groß wie der des Menschen. Verglichen mit dem sehr hohen T.-I. ist der St.-I. bei beiden, dem Elefanten, wie vor allem auch beim Menschen, sehr gering.

Die Entwicklung des Elefantenhirns beruht also vor allem auf einer solchen des Cerebellums und auch des Neopalliums. Der Elefant erweist sich damit auch in Bezug auf die Ausbildung der einzelnen Hirnteile als ausgesprochen ranghohe Form.

10. Hyracoidea: Procavia.

Der Klippschliefer ist eine altertümliche Form, in vielen Merkmalen noch archaischer und primärer als der Elefant. Im Gegensatz zum Elefanten aber ist Procavia eine Reliktform mit sehr schwach entwickeltem Gehirn.

Procavia steht um wenig höher als Tragulus, gehört jedoch schon zur Mittelgruppe. Die Entwicklung von Neopallium und Cerebellum ist, verglichen mit derjenigen des Elefanten, sehr gering. Das Riechhirn hingegen und auch der Stammrest sind hoch entwickelt. So weisen auch die Verhältnisse der einzelnen Hirnteile auf eine niedrigere Stellung hin.

11. Perissodactyla.

Simpson teilt die Unpaarhufer in die Hippomorpha und die Ceratomorpha ein. Zu den ersteren gehören die Equidae, zu den zweiten die Rhinocerotidae und die Tapiridae. Damit wird ausgedrückt, daß die beiden letzten Familien mehr miteinander verwandt sind als jede von ihnen mit den Pferden. Die ersten Perissodactyla traten getrennt in zwei Formen auf, die eine als Ahne der Equidae, die andere als Vorfahre der Rhinocerotidae und Tapiridae.

Die recenten Pferde sind eine außerordentlich einheitliche Gruppe. Sie werden in eine Gattung zusammengefaßt. Die Pferde sind zentralisiert und differenziert zugleich, differenziert vor allem im Bau der Extremitäten, zentralisiert im gesamten Körperbau. Ihr Bau entspricht dem *Franz'schen* Begriff der Vervollkommnung. Dem gegenüber sind Rhinoceros und Tapir einseitige, abwegige Formen mit Spezialanpassung (Reliktformen).

Es muß also zwischen Hippomorpha und Ceratomorpha ein großer Abstand im Rangordnungssystem bestehen, was die T.-I. auch klar bestätigen. Die Werte für Tapir und Rhinoceros sind ungefähr gleich hoch, der Mittelwert aller Equidae aber beträgt mehr als das doppelte davon.

Bei den Equidae sind vor allem Neopallium und Stammrest hoch entwickelt. Der C.-I. an sich ist, verglichen mit dem sehr hohen T.-I., eher als niedrig zu bezeichnen. Auch das Riechhirn ist gut entwickelt, gegenüber dem großen Neopallium aber tritt es stark zurück. Im Gegensatz zu den Equidae zeichnen sich die Tapiridae aus durch einen viel geringeren Neopalliumanteil und einen hohen Rh.-I. Cerebellum und Stammrest sind, verglichen mit dem Totalhirn, eher etwas größer als bei den Pferden.

Die Pferde, die Spitzengruppe der Perissodactyla, nehmen eine Stellung ein, die von keiner Familie der Paarhufer erreicht wird. Die Tapiridae hingegen stehen noch etwas tiefer als die Suidae.

12. Artiodactyla.

Die Paarhufer entspringen nach *Franz*, von den Perissodactyla getrennt, aus Raubtieren der Kreidezeit. Sie treten später auf als die Unpaarhufer. Nach *Simpson* sind die recenten Vertreter der Suiformes die primitivsten Artiodactylen. Die Tylopoda entspringen zeitlich zwischen den Suiformes und den Ruminantia aus Formen, die den Tragulidae sehr nahe stehen, im Unterschied zu den Ruminantia aber nicht aus den Tragulidae selber. Aus den Tragulidae sind die Cervidae entstanden, getrennt in Cervinae und Odocoileinae. Diese letzteren sind ein Seitenzweig der Cervinae. Die Giraffidae bilden einen Seitenzweig der Cervidae. Die Bovoidea stammen möglicherweise von einer Hypertragulidenart ab.

Die Bovoidea sind nach den Befunden der Palaeontologie die höchst entwickelte Paarhufergruppe. Sie sind am artenreichsten und weisen am meisten morphologisch hochwertige Merkmale auf. Die Tylopoda gelten als eigentümliche und abwegige Gruppe. Sie werden allgemein als rangniedrig bezeichnet. Die Tragulidae sind eine altertümliche Gruppe mit primären Merkmalen.

Nach den Kriterien der Palaeontologie ergäbe sich etwa folgende Anordnung:

Bovidae
Cervidae, Giraffidae
Tylopoda
Tragulus
Suiformes.

Die Indices des Totalhirns ergeben aber eine andere Reihenfolge. Tragulus hat den niedrigsten Index. Dies entspricht durchaus seiner

altertümlichen, primären Erscheinung. Die Indices der Suiformes sind sehr viel höher, sie bleiben aber unterhalb der Größenordnung der Werte für die Ruminantia und auch der Tylopoda. Der Unterschied der Indices für Suiformes und Bovoidea ist aber bei weitem kleiner, als er nach den Unterschieden der anderen morphologischen Merkmale zu erwarten gewesen wäre. Dieser kleine Abstand beruht nicht darauf, daß etwa die Suidae eine besonders hohe Stellung erreicht hätten, sondern viel mehr darauf, daß die Bovoidea, von den Systematikern an die Spitze der Paarhufer gestellt, sehr tief stehen. Ihre Indices liegen unterhalb jener der Giraffidae, Cervidae und auch der Tylopoda.

Die Odocoileinae stehen etwas tiefer als die Cervinae, besonders das archaische Wasserreh nimmt eine sehr tiefe Stellung ein. Sein Index liegt in der Größenordnung der Suiformes.

Die Tylopoda aber, von *Franz* zu den niedrigen Paarhufern gestellt, erreichen die Höhe der Cerviden. Sie sind, ähnlich wie der Elefant, nur in viel geringerem Maße, archaische Formen, deren Gehirn sich evoluiert hat.

Die Giraffidae haben, gefolgt von den Cervinae, die höchsten Indices. Auf Grund der T.-I. müssen wir folgende Anordnung treffen:

Giraffidae
Cervinae
Tylopoda
Odocoileinae
Bovoidea
Suiformes
Hydropotes
Tragulus.

Die N.-I. bestätigen wiederum im großen die Resultate, die wir auf Grund der T.-I. erhalten haben. Die Giraffidae haben die Spitzenstellung inne. Ihr Anteil des Neopalliums am Totalhirn ist größer als bei den andern Familien der Paarhufer. Den Giraffidae folgen die Cervinae. Der Abstand zwischen Cervinae und Odocoileinae ist bedeutend, besonders deshalb, weil der niedrige Index des Wasserrehs die Werte der Odocoileinae heruntersetzt. Die Tylopoda stehen auf derselben Höhe wie Reh und Rentier. Auch die N.-I. der Bovoidea stehen hinter jenen der Cervidae und Tylopoda zurück.

Der Anteil des Neopalliums am Totalhirn ist aber bei den Bovoidea größer als bei den Tylopoda, hingegen kleiner als bei Cervidae und Giraffidae.

Die Rh.-I. sind am größten bei Cervinae und Odocoileinae. Die Hirsche sind somit die am meisten makrosmatischen Paarhufer. Ihr Riechhirnanteil ist auch größer als derjenige der Schweine. Tylopoda, Giraffidae und Bovoidea haben kleine Rh.-I. Der Riechhirnanteil in Prozent des Neopalliums ist ganz besonders bei den Giraffidae gering.

Die C.-I. sind sehr einheitlich. Dies wird besonders deutlich, wenn wir den prozentualen Anteil des Cerebellums am Totalhirn berechnen. Am größten ist dieser Index bei den Tylopoda.

Den höchsten St.-I. weisen die Cervinae auf. Ihnen folgen Tylopoda und Odocoileinae. Bei diesen letzteren ist der prozentuale Anteil des Stammrestes am Totalhirn größer als bei den Cervinae. Auch bei den Bovoidea und den Suidae ist der Stammrestanteil groß. Die Giraffidae hingegen haben einen sehr geringen Stammrestanteil.

Innerhalb der einzelnen Familien bestehen mehr oder weniger große Unterschiede in Bezug auf die Ausbildung der einzelnen Hirnteile. So nimmt bei den Tylopoda das Neopallium von Alpaca über das Guanaco zum Kamel ständig zu, während umgekehrt das Riechhirn abnimmt. Bei den Cervinae nimmt der Edelhirsch mit ziemlich großem Abstand von den übrigen Hirschen die höchste Stellung ein. Sein N.-I. ist sehr viel größer, sein Rh.-I. hingegen viel geringer als bei den andern Arten dieser Familie. Die St.-I. sind allgemein sehr groß, am größten beim Damhirsch. Dieser hat zugleich das größte Riechhirn und den höchsten C.-I. Das Wasserreh hat, als ausgesprochen primäre Form, einen niedrigen N.-I. Unter den Bovidae fällt das Mähnschaf auf, das viel höher steht als die übrigen Arten der Familie.

Zusammenfassend läßt sich über die Familien der Artiodactyla folgendes sagen:

Die Tylopoda haben ein hoch entwickeltes Gehirn. Sie sind also nicht eine spezialisierte Gruppe von niedriger Wertigkeit, sondern, obwohl eine archaische Gruppe und eine gestaltliche Sonderform, sehr hoch cerebralisiert.

Die Giraffidae, deren großes Hirngewicht vor allem auf einer gewaltigen Entfaltung des Neopalliums beruht, bilden die Spitzengruppe der Paarhufer. Sie sind mikrosmatisch und haben einen

niederen St.-I., Verhältnisse also, wie wir sie bei ausgesprochen ranghohen Formen vorfinden. Diesen hohen Indices entsprechen auch viele hochwertige morphologische Merkmale, so die extreme Reduktion der Extremitätenstrahlen und die Erhebung der Gestalt über den Boden, die bei ihnen weit ausgesprochener ist als bei Cervidae und Bovidae.

Die hohe Entwicklung des Cervinengehirns beruht neben einem großen Neopallium vor allem auf einem großen Stammrestanteil.

Die Bovidae nun sind neben den Sciuridae die zweite Säugergruppe, die in so großem Maße der Anordnung der Palaeontologie in Bezug auf die Stellung im Rangordnungssystem widerspricht. Eine nach allen Kriterien der Palaeontologie als hoch taxierte Gruppe nimmt ihrer Hirnentwicklung nach diesen Platz nicht ein. Die Bovidae sind vor allem ihrer gestaltlichen Ausbildung nach sehr ranghoch. Wir haben also hier eine Gruppe vor uns, deren Ranghöhe sich nicht in den Indices des Gehirns manifestiert.

Bei dieser Gelegenheit möchten wir, was wir schon einleitend bei der Besprechung der Rh.-I. andeuteten, auf das Problem der Vertretung der einzelnen Sinnesgebiete im Gehirn hinweisen. Der Rh.-I. ist bis jetzt das einzige Zahlenmaß für die Sinnesorganisation eines Tieres. Das Gebiet, das im Neopallium der optischen und auch der akustischen Sphäre zugeordnet ist, kommt im N.-I. in keiner Weise zum Ausdruck. Die Beteiligung der optischen und der akustischen Sphären im Neopallium aber ergäbe ein weiteres Kriterium zur Bestimmung der Ranghöhe einer Tierform.

An dieser Stelle soll noch eine kurze Betrachtung über den Vergleich von Raubtieren und Huftieren eingeschaltet werden. *Franz* schreibt in seiner Geschichte der Organismen: „Die Gesamtheit der heutigen Huftiere teilt mit dem Raubtierstamm die durchschnittliche Körpergröße, ..., hat sich, wie die Raubtiere, in den meisten ihrer Zweige zum Zehengang erhoben, übertrifft sie bekanntlich an Zehenschwund und *kommt ihnen an Hirnentwicklung nicht gleich.*“ Die Raubtiere bezeichnet *Franz* als in allen Teilen vervollkommnet, im Gegensatz zu den Huftieren, bei welchen nur einzelne Teile vervollkommnet sind.

Tabelle 5, die die Mittelwerte der Indices der Ungulata und der Carnivora und die Indices der Giraffidae und Felidae als Spitzengruppe der beiden Ordnungen umfaßt, zeigt uns, daß von einer Höherstellung der Carnivora gar keine Rede sein kann. Zwischen Ungulaten und Carnivoren besteht in der Hirnausbildung ein

deutlicher Niveauunterschied. Alle Indices der Ungulaten mit Ausnahme des Rh.-I., die bei beiden Ordnungen gleich groß sind, sind höher.

Tabelle 5

	T.-I.	N.-I.	Rh.-I.	C.-I.	St.-I.
Giraffidae	47,0	29,5	1,66	3,89	4,57
Ungulata	32,7	22,3	1,69	3,69	4,76
Carnivora	25,7	17,0	1,65	3,22	3,80
Felidae	27,9	18,4	1,08	3,29	4,02

Der *Franz'sche* Begriff der Vervollkommenung und andere mehr oder weniger gleichwertige Begriffe anderer Autoren decken sich nicht mit der wirklichen Rangordnung, die vor allem ihren Ausdruck findet in der Masse und der Gestaltung des Zentralnervensystems.

13. Primates.

Die Primaten werden eingeteilt in Halbaffen und eigentliche Affen. Die Halbaffen sind niedrig organisiert, den eigentlichen Simia hingegen kommt eine sehr hohe Stellung zu. Die drei Unterordnungen der Prosimia, Tarsiiformes, Lorisiformes und Lemuriformes können von einem gemeinsamen Halbaffenvorfahren abgeleitet werden, von welchem sie sich verschieden weit entfernt haben, und zwar die Tarsier am meisten, die Lemuriformes am wenigsten. Tupaia, das früher zu den Insectivora gerechnet wurde, wird heute zu den Halbaffen und zwar zu den Lemuriformes gestellt.

Unter den eigentlichen Affen nehmen die südamerikanischen, die Cebidae und die Hapalidae, deren Herkunft genau so wenig bekannt ist, wie die der übrigen Affen, den tiefsten Platz ein. Ihnen folgen die Cercopithecoidea und die Hylobatinae, die höchste Stufe haben die Ponginae erreicht.

Die Verhältnisse der Indices geben uns folgendes Bild: Tupaia hat mit großem Abstand von den übrigen Prosimia den niedrigsten T.-I. Innerhalb der Halbaffen nimmt der T.-I. mit zunehmender Entfernung der einzelnen Unterordnungen von der Stammform, also mit zunehmender Spezialisierung, ab. Die Hapalidae liegen nicht, wie zu erwarten wäre, über den Halbaffen, sondern durchaus innerhalb deren Indexwerte. Zwischen Hapalidae und Cebidae hingegen besteht ein ganz gewaltiger Abstand. Die Cebidae nehmen eine sehr hohe Stellung ein. Sie sind eine isolierte, spezialisierte

Gruppe, die, abgesondert von den übrigen Affen, eine sehr starke Entwicklung des Gehirns erfahren hat. Die Cercopithecinae und Hylobatinae stehen hinter den Cebidae zurück.

Der N.-I. ist für die Cebidae höher als für die Ponginae. Dies will hier aber nicht besagen, daß die südamerikanischen Affen selbst die Menschenaffen überflügelt hätten. Der höhere N.-I. der Cebidae ist durch den Zufall unseres Materials zu erklären, indem der Vertreter der Cebidae, der Kapuzineraffe, der höchste der Familie ist, während der Schimpanse, der Repräsentant der Ponginae, die niedrigste Form der Menschenaffen darstellt. Hingegen zeigen uns die N.-I. den sehr beträchtlichen Unterschied, der zwischen den Cebidae und den Cercopithecidae besteht. Der N.-I. der Lemuridae stellt diese noch tiefer als es der T.-I. schon tat, denn der Neopalliumanteil des Totalhirns ist bei den Lemuridae geringer als bei den Simia. Auch der entscheidende Abstand, der zwischen den höchsten Vertretern der Affen, den Ponginae, und dem Menschen besteht, wird uns durch den Unterschied in den N.-I. noch einmal deutlich vor Augen geführt.

Die eigentlichen Affen sind typisch mikrosmatistische Formen. Zwischen ihnen und den relativ mikrosmatistischen Arten der übrigen Säuger besteht ein großer Unterschied. Bei den Halbaffen ist das Verhältnis von Neopallium und Riechhirn gleich wie bei den Bovidae. Die Halbaffen gehören somit nicht zu den absolut mikrosmatistischen Formen. Unter den Simiern haben die Ponginae den kleinsten Riechhirnanteil. Dieser ist sogar geringer als beim Menschen.

Der C.-I. ist bei den Cercopithecidae ausgesprochen niedrig. Die Werte für die Cebidae und die Ponginae liegen beträchtlich höher. Der C.-I. des Menschen ist beinahe so groß wie der des Elefanten. Verglichen aber mit dem hohen Hirngewicht des Menschen und auch der Affen, ist das Cerebellum bei der ganzen Primatengruppe eher als niedrig zu bezeichnen. Es bleibt hinter jenem des Elefanten, der Wale, der Bären und selbst hinter jenem vieler Nager zurück.

Die St.-I. sind nicht sehr hoch. Verglichen mit dem großen Totalhirn muß der Stammrest sogar als sehr klein bezeichnet werden. Dies gilt ganz besonders für Mensch und Schimpanse.

Die Cercopithecidae, deren Arten von *Simpson* im wesentlichen in eine Unterfamilie zusammengefaßt werden, die also eine gewisse Einheitlichkeit aufweisen, sind in Bezug auf die Ausbildung der

einzelnen Hirnteile recht verschieden. So besteht vor allem eine Niveaudifferenz zwischen Pavianen einerseits, Makkaken und Meerkatzen anderseits.

Zusammenfassend kann gesagt werden:

Die Halbaffen stehen auf einer niedrigen Stufe der Hirnentwicklung. Dies äußert sich in der geringen Ausbildung des Neopalliums, dem hohen Stammrestanteil und dem großen Riechhirn. Sie stehen umso tiefer, je spezialisierter sie sind, je mehr sie sich vom ursprünglichen Typus entfernt haben.

Allen höheren Affen ist gemeinsam:

ein sehr hoher N.-I,
ein sehr geringer Rh.-I,
ein tiefer St.-I
und ein nicht sehr großer Cerebellumanteil.

Sie sind diejenige Säugergruppe, die ihre Hirnentwicklung in erster Linie einer gewaltigen Steigerung des Neopalliums verdankt. Das Neopallium des Menschen steht im selben Verhältnis zum Totalhirn wie das der Cebidae und Ponginae.

Innerhalb der ganzen Ordnung ist vor allem die Stellung der Cebidae auffallend. Diese südamerikanischen Affen haben eine eigene Entwicklung des Gehirns durchgemacht, die die Cercopithecidae ein gutes Stück hinter sich läßt und sie den Ponginae gleichsetzt.

14. Marsupialia.

Obwohl uns nur Material für das Totalhirn zur Verfügung steht, gehen wir kurz auf diese Gruppe ein, die im System der Säugetiere eine besondere Stellung einnimmt.

Die Beuteltiere werden gewöhnlich eingeteilt in

Polyprotodontia und
Diprotodontia.

Die Polyprotodontia sind die niedriger organisierten, die Didelphoidea sind ihre ältesten und primitivsten Vertreter. Die Diprotodontia sind höher entwickelt, differenzierter und zentralisierter zugleich. Zu ihnen gehören die herbivoren Beutler Australiens. In Bezug auf Differenzierung und Zentralisierung stellt man allgemein die Beuteltiere zwischen Schnabeltiere und Placentaler.

Simpson teilt die Beuteltiere in sechs Überfamilien ein:

Didelphoidea	}	Polyprotodontia	Didelphoidea	}	Didactyla
Borhyaenoidea			Borhyaenoidea		
Dasyuroidea			Dasyuroidea		
Perameloidea			Caenolestoidea		
Caenolestoidea	}	Diprotodontia	Perameloidea	}	Syndactyla
Phalangeroidea			Phalangeroidea		

Die obige Einteilung in Unterordnungen lehnt er ab. Als ziemlich gesichert nimmt er an, daß

1. die Didelphoidea die primitivste Gruppe sind,
2. die fünf andern Überfamilien aus frühesten Didelphoidea entstanden sind, und daß
3. alle fünf Überfamilien unabhängig voneinander um dieselbe Zeit entstanden sind.

Prüfen wir die Indices des Totalhirns, so ergibt sich folgendes: Die Didelphoidea haben die niedrigsten Indices, was mit ihrer primären Stellung vollkommen übereinstimmt. Ihre Indices aber sind höher als die der archaischen Placentaler, der Insectivora. Die Indices der Phalangeroidea, der Känguruhs sind ziemlich viel höher als die der Didelphoidea und Dasyuroidea. Die Werte der Känguruhs liegen innerhalb der Größenordnung der höheren Nagetiere, zwischen Sciuromorpha und Hystricomorpha. Sie haben eine, verglichen mit ihrer tiefen Stellung im Säugersystem, hohe Stufe der Cerebralisation erreicht. Dies stimmt überein mit den vielen Merkmalen sekundärer Natur, die die Känguruhs gegenüber den niederen Beutlern auszeichnen.

Die Stellung der Marsupialier unterhalb der Eutherien mag begründet sein im Hinblick auf die Absonderlichkeit und primäre Natur ihrer morphologischen Merkmale. Was hingegen die Hirnentwicklung anbelangt, so haben die Beuteltiere die Cerebralisationsstufe der Insectivora überschritten und diejenige der Nager erreicht.

b) Die Indices der einzelnen Hirnteile innerhalb des ganzen Säugerstammes.

Bei der Betrachtung der einzelnen Ordnungen und ihrer Familien im Hinblick auf Indexverhältnisse und Stellung im palaeontologischen System mußten wir immer wieder feststellen, daß im Gehirn der Säugetiere verschiedene Evolutionsvorgänge zu

unterscheiden sind, daß also bei den verschiedenen Familien die einzelnen Hirnteile in unterschiedlichem Maße entwickelt sind. Diese gruppentypischen Unterschiede können wir am besten auf Tabelle 6 generell übersehen. In ihr sind zusammengestellt: der N.-I., der C.-I. und der St.-I. in Prozent des T.-I., ferner der Rh.-I. in Prozent des N.-I. und zwar der Mittelwert für jede Familie und der Mittelwert der Ordnungen. Der Vorteil der prozentualen Berechnung der einzelnen Hirnteile liegt vor allem darin, daß die Unterschiede der Körpergröße, auch diejenigen der Grundzahl, ausgeschaltet werden. So eignet sich diese Tabelle zur allgemeinen Übersicht, und ein grober Vergleich aller Säuger mit einem Blick ist möglich.

Den größten Anteil am Totalhirn hat das Neopallium bei den Primaten. Beim Menschen und den Cebidae ist er gleich groß. Es folgt mit prozentual abnehmendem Anteil:

Elefant
Artiodactyla
Perissodactyla
Carnivora
Procavia
Lagomorpha
Rodentia
Chiroptera
Insectivora
Edentata.

Diese Reihenfolge deckt sich mit derjenigen, die wir durch die N.-I. an sich erhalten. In der aufsteigenden Reihe wird also mit zunehmendem T.-I. nicht nur der N.-I. größer, sondern es steigt zugleich auch der Anteil des Neopalliums am Totalhirn.

Nun ist aber die Entfaltung des Neopalliums noch umso höher einzuschätzen, je geringer der Stammrest entwickelt ist. Die Ausbildung des Stammrestes ist ja einesteils mit der Entfaltung des Neopalliums eng verknüpft, durch das Wachstum des Neopalliums bedingt, da der Stammrest große Teile der Neuhirnbahnen enthält. Andernteils aber ist der Stammrest Repräsentant des vegetativen Geschehens, der primären Lebensäußerung. Wir wissen nun, daß gewisse Teile dieses Stammrestes, wie z. B. der Hypothalamus, in der aufsteigenden Säugerreihe abnehmen (*Grünthal*). Der Quotient aus der Länge des Hypothalamus und der Länge des Großhirns wurde schon zur Bestimmung der Rangordnung herangezogen. Wenn nun

Tabelle 6

	N.-I. in % des T.-I.	Rh.-I. in % des N.-I.	C.-I. in % des T.-I.	St.-I. in % des T.-I.
Soricidae	32,3	45,6	8,9	42,5
Talpidae	28,4	123,0	14,0	25,1
Erinaceidae	17,3	234,0	12,8	22,2
<i>Insectivora</i>	26,0	134,2	11,9	29,9
<i>Microchiroptera</i>	32,6	35,8	14,9	41,0
Sciuridae	44,6	16,0	15,1	28,6
Cricetidae	41,5	30,0	13,1	26,9
Muridae	39,6	32,8	12,6	26,5
Hystricomorpha	49,8	18,6	13,0	21,5
<i>Rodentia</i>	43,9	24,4	13,5	25,9
<i>Lagomorpha</i>	48,0	16,5	13,1	27,3
<i>Edentata</i>	25,7	135,0	15,8	18,4
Mustelidae	61,5	9,3	10,5	12,7
Procyonidae	59,0	10,7	12,6	16,2
Canidae	60,0	10,1	10,8	15,2
Ursidae	62,0	9,3	14,0	12,5
Hyaenidae	62,0	14,0	10,3	13,0
Felidae	66,0	5,9	11,8	14,4
<i>Carnivora</i>	61,8	9,9	11,7	14,0
Procavia	54,0	18,6	11,0	18,0
Elefant	70,0	1,3	20,0	6,6
Tapiridae	59,0	14,4	13,6	15,0
Equidae	67,0	5,1	11,0	14,0
<i>Perissodactyla</i>	63,0	9,8	12,3	14,5
Suidae	62,0	8,15	10,3	15,1
Tylopoda	64,0	6,85	12,0	14,2
Odocoileinae	62,5	9,70	11,7	16,3
Cervinae	68,5	8,15	9,7	15,2
Giraffidae	71,0	5,60	9,4	11,0
Bovidae	68,0	7,15	10,7	15,7
<i>Artiodactyla</i>	66,0	7,40	10,6	14,6
<i>Prosimia</i>	58,0	7,10	14,3	15,9
Cebidae	80,0	0,50	11,0	10,4
Cercopithecidae	77,0	0,59	8,9	10,2
Ponginae	78,0	0,075	12,0	7,1
<i>Primates</i>	78,3	0,39	10,6	9,2
<i>Homo</i>	80,0	0,29	12,0	4,6

also eine Form mit großem Neopallium einen relativ kleinen Stammrest aufweist, so heißt das, daß der vegetative Anteil des Stammrestes sehr gering ist, denn der Anteil der Neopallialbahnen ist ja an das Neopallium gebunden. Daß der vegetative Apparat tatsächlich nicht nur mit der Körpergröße variiert, zeigt uns, daß Formen gleicher Körpergröße mit gleichem Neopalliumanteil nicht einen gleich großen Stammrest besitzen müssen.

Wir können also sagen: je höher das Neopallium und je kleiner der Stammrest einer Tierart ist, desto höher steht sie in der cerebralen Rangordnung. Dies ist vor allem beim Menschen der Fall, dann, mit einigem Abstand, beim Elefanten und bei den Primaten. Der Unterschied, der zwischen Carnivora und Ungulata besteht, wird etwas geringer, indem bei den Carnivora neben dem geringeren Neopalliumindex auch der Stammrestindex kleiner ist als bei den Ungulaten.

Das Riechhirn ist der variabelste Hirnteil. Es beträgt in Prozent des Neopalliums ausgedrückt, bei der mikrosomatischsten Form, dem Schimpansen, 0,075 %, beim Igel hingegen, der makrosomatischsten Form, 234 %. Es ist anzunehmen, daß der Riechhirnanteil beim Delphin und seinen Verwandten noch kleiner ist als beim Menschenaffen, fehlt doch bei ihnen jegliche Bildung eines tractus, lobus und bulbus olf.

Bei drei Arten ist das Riechhirn absolut größer als das Neopallium, beim Maulwurf, beim Igel und beim Gürteltier (wahrscheinlich gilt das auch für andere Edentata). Bei allen anderen Säugetieren überwiegt das Neopallium. Abgesehen von den bereits erwähnten extremen Formen ist die Fledermaus die makrosomatischste Form. Ihr folgen die Rodentia mit sehr unterschiedlichem Riechhirnanteil der einzelnen Arten, weiterhin Procavia, Raubtiere, Huftiere und, mit großem Abstand, die Primaten.

Bei der Betrachtung der Indexverhältnisse der einzelnen Arten fällt auf, daß Tiere, die sich innerhalb ihrer engen Verwandtschaftsgruppe durch ein besonders großes Riechhirn auszeichnen, auch einen sehr hohen St.-I. aufweisen.

Diese Beziehung zwischen Riechhirn und Stammrest gilt nur für Extremfälle; d. h. nur bei sehr großem Riechhirnanteil ist der Stammrest um so viel vergrößert, daß er über dem Mittelwert der Gruppe liegt. Wenn wir nun die Rh.-I. für jede Familie graphisch darstellen, so wird durch den extrem hohen Rh.-I. einer einzigen Art einer Familie der wahre Charakter dieser Familie in Bezug auf

Tabelle 7

	Rh.-I.	Rh.-I. Mittelwert der Gruppe	St.-I.	St.-I. Mittelwert der Gruppe
Eichhörnchen	1,16	0,837	4,13	3,34
Aguti	2,00	1,22	3,84	2,80
Hyrare	2,04	1,22	3,80	2,71
Damhirsch	2,45	2,03	6,40	5,59
Mähnenschaf	2,29	1,44	6,03	4,63
Zwergesel	1,91	1,65	8,13	6,82

die Ausbildung des Riechhirns völlig verzerrt. Es scheint daher gerechtfertigt, die Rh.-I. mit dem eigenen Stammrest zu bestimmen, wenn die Verhältnisse einer ganzen Familie und nicht die einer einzelnen Art dargestellt werden sollen. Tabelle 7, auf welcher nebeneinander die Rh.-I. und die St.-I. für die einzelnen Arten und deren Familien eingetragen sind, zeigt, daß bei Berechnung mit dem eigenen Stammrest die extrem hohen Riechhirnwerte verschwinden.

Auf Tabelle 8 sind der Rh.-I. mit eigenem Stammrest, der Rh.-I. mit der Grundzahl, der St.-I. und das Riechhirn in Prozent des Neopalliums für die Arten mit den Extremwerten und einige ihrer nächsten Verwandten zusammengestellt.

Tabelle 8

	Rh.-I. mit eig. St.	Rh.-I. mit Grundzahl	St.-I.	Rh.-I. in % des N.
<i>Eichhörnchen</i>	0,280	1,16	4,13	18,9
Murmeltier	0,202	0,51	2,54	11,9
Nutria	0,335	0,80	2,40	16,9
Aguti	0,520	2,00	3,84	27,1
Hystrix	0,550	1,51	2,75	20,8
Wasserschwein	0,302	1,05	3,47	9,5
Marder	0,269	0,87	3,24	6,75
Hyrare	0,536	2,04	3,80	9,5
Fischotter	0,433	1,10	2,54	6,9
Zebra	0,251	1,38	5,50	4,67
Zwergesel	0,235	1,91	8,13	4,55
Gemse	0,329	1,48	4,50	7,95
Mähnenschaf	0,380	2,29	6,03	8,7
Hirschziegenantilope . . .	0,323	1,51	4,68	8,5
Yak	0,354	1,55	4,37	7,9

Das Cerebellum ist innerhalb des ganzen Säugerstammes der massenmäßig konstanteste Hirnteil. Es zeigt die geringsten Schwankungen, bewegt sich doch sein prozentualer Anteil am Totalhirn zwischen 9 und 20 %. Die Masse des Kleinhirns, d. h. vor allem die Kleinhirnhemisphären, vergrößert sich Hand in Hand mit dem Neopallium. So wäre also auch die Größe der Kleinhirnhemisphären bis zu einem gewissen Grade ein Kriterium der Rangordnung. Andererseits aber hängt das Cerebellum von der Ausbildung und Beanspruchung des Gleichgewichtssinnes ab und ebenso von der Fähigkeit der Bewegungskombinationen, von der Bewegungskomplikation. Wir haben schon bei der Besprechung der Hirnteilung darauf hingewiesen, daß Formen, die die Fähigkeit besitzen, nicht symmetrische, einseitige und nuancierte Bewegungen, wie etwa Klettern oder Greifen (Hand, Rüssel etc.) auszuführen, große Cerebellumhemisphären aufweisen, während Arten, die nur zu völlig symmetrischen Bewegungen (Gehen etc.) fähig sind, sich durch einen großen Kleinhirnwurm auszeichnen.

Wir erwarten also hohe Indices des Cerebellums bei Formen mit großem Neopallium und solchen, die sich durch eine besondere Bewegungsart auszeichnen. Die Differenzen innerhalb der einzelnen Säugerarten und Familien sind aber mit Ausnahme der Verhältnisse beim Elefanten und bei den Walen sehr gering. Das in der Literatur immer als auffällig groß beschriebene Cerebellum der Cetacea stimmt durchaus überein mit ihrem wohlausgebildeten Neopallium und ihrem ausgesprochenen Gleichgewichtssinn.

Der Cerebellumanteil der Primaten ist sehr gering, was uns eigentlich doppelt erstaunen muß, da die Primaten erstens ranghohe Formen, also solche mit großem Neopalliumanteil, und zweitens kletternde und zum Teil aufrecht gehende Formen sind. Auch beim Menschen ist das Kleinhirn im Verhältnis zum Totalhirn nicht größer als bei den Primaten.

Sehr groß ist das Cerebellum beim Faultier, was sich *Kappers* durch die maximale Beanspruchung der Extremitäten beim Hängen erklärt, und auch beim Gürteltier, einer ausgesprochenen Bodenform. *Kappers* beschreibt allgemein bei Edentata, wie auch beim Elefanten und bei den Primaten einen großen lobus paramedianus.

Groß ist das Cerebellum auch bei der Fledermaus und bei den Hörnchenartigen; bei den letzteren deutlich größer als bei den übrigen Nagetieren.

Unter den Raubtieren sind es die kletternden und in ihren Bewegungen differenzierten Formen, die das größte Cerebellum haben, die Bären und, mit einigem Abstand, die Kleinbären. Unter den übrigen Carnivoren haben die außer den Bären ranghöchsten, die Felidae, das größte Cerebellum.

Die Huftiere haben ein gering ausgebildetes Cerebellum. Die Tylopoda und die Tapiridae weisen die höchsten Werte auf. Ausgesprochen ranghohe Formen, wie Giraffidae und Equidae zeichnen sich durch einen kleinen Cerebellaranteil aus.

Wir sehen also, daß die Ausbildung des Cerebellums von der Art der Bewegungen abhängt, von der möglichen Komplikation der Bewegungen und der Ausbildung des Gleichgewichtssinnes, nicht aber von der Ranghöhe an sich. Die Bildung der Cerebellum-hemisphären also, die Hand in Hand mit der Entfaltung des Neopalliums vor sich gehen soll, ist doch sehr viel geringer, so gering, daß diese Vermehrung der Kleinhirnmasse zahlenmäßig, verglichen mit der des Neopalliums, nicht gefaßt werden kann.

Es bleibt also das Neopallium das einzig absolute Kriterium zur Ermittlung der Cerebralisationsstufe einer Tierform, und es ist umso höher einzuschätzen, je kleiner der Anteil des Stammrestes ist. Die N.-I. bestätigen und sichern die am Anfang des Kapitels vorgenommene Einteilung auf Grund der Indices des Totalhirns.

V. ALLGEMEINE ERGEBNISSE

Wir haben uns in der Einleitung dieser Arbeit die Frage nach der Beziehung zwischen Ranghöhe und Cerebralisation einer Tierform gestellt. Abschließend können wir nun sagen, daß Cerebralisation zunächst einmal innerhalb des *Franz'schen* Begriffs der Elevation ihren Platz hat, aber nicht etwa mit ihr gleichzusetzen ist. *Franz* umfaßt als Elevation Erscheinungen der Zentralisation sowohl als der Differenzierung. Die Cerebralisation gibt nur ein Maß für den einen dieser Faktoren: sie ist Ausdruck der Zentralisierung. Unsere Indices geben Zahlen, die den Grad der Zentralisation messen lassen. Wir bestimmen aber das Maß dieses Zentralisierungsgrades nicht nur mit einer einzigen Zahl. Schon mehrfach haben wir betont, daß das Verhältnis der einzelnen Hirnteile unter sich von ausschlaggebender Wichtigkeit bei der Beurteilung einer Form ist. Erst auf Grund der Indexwerte der verschiedenen Hirnteile können wir einer Tierform die Stellung, die sie in Bezug auf Cerebralisation

einnimmt, zuweisen. Wir erhalten also richtige Indexformeln, die einen morphologischen Wert besitzen, ähnlich dem einer Zahnformel, und die denjenigen, der im einzelnen mit der Wertigkeit der Hirnteile bei Säugetieren vertraut ist, sofort eine Entscheidung über die Stellung einer Tierart treffen lassen. Wie auch die Zahnformel nichts aussagt über die Form des Zahnes, so geben auch unsere Indices keinen Aufschluß über die Struktur und die innere Komplikation der betreffenden Hirnteile.

Die Cerebralisation gibt uns ein Maß zur Bestimmung der morphologischen Wertigkeit (*Portmann* 1942) des zentralen Nervensystems, resp. des Gehirns, nicht aber ein Maß zur Bestimmung der Elevation eines Typus. Denn um diese letztere beurteilen zu können, müssen wir auch die zweite Komponente des *Franz'schen* Begriffs der Elevation, die Differenzierung, berücksichtigen. Es muß ferner auch die Frage der palaeontologischen Entfaltung einer Gruppe geprüft werden, d. h. es muß bestimmt werden, ob eine Gruppe heute den Höhepunkt ihrer Entfaltung schon überschritten hat, oder ob sie erst in Entfaltung begriffen ist. Dies wird sich, wie die folgende Zusammenstellung zeigt, im Grade der Cerebralisation nicht äußern.

Wenn wir nun den Grad der Cerebralisation vergleichen mit den gesamten morphologischen Kriterien, so kommen wir zu folgendem Resultat:

Gesteigerte Cerebralisation kommt bei den heute lebenden Säugetiergruppen auf allen Stufen der Differenzierungshöhe vor.

Im Folgenden wird nun versucht, die bedeutsamsten dieser Stufen zu charakterisieren und durch Beispiele mit den entsprechenden Indexformeln, soweit unsere Teilanalysen sie bereits ermöglichen, zu illustrieren.

1. Bei niedriger Gesamtorganisation ohne Spezialisierung eine niedrigere Cerebralisationsstufe, was als primärer Zustand gelten darf:

	T.-I.	N.-I.	Rh.-I.	C.-I.	St.-I.
Soricidae	2,35	0,759	0,347	0,209	1
Erinaceidae	4,50	0,776	1,82	0,575	1
Cricetidae	4,34	1,80	0,542	0,571	1,17
Muridae	4,84	1,92	0,628	0,608	1,28
Procavia	15,8	8,51	1,58	1,74	2,82
Tragul	14,5				
Suidae	22,7	14,1	1,15	2,34	3,44
Tupaia	9,55				
Prosimia	23,4	13,5	0,96	3,24	3,72

2. Bei niedriger Gesamtorganisation, aber spezialisierten Formen eine niedere Cerebralisationsstufe:

	T.-I.	N.-I.	Rh.-I.	C.-I.	St.-I.
Talpidae	3,98	1,13	1,38	0,562	1
Chiroptera	3,47	1,13	0,405	0,516	1,41
Edentata	11,8	2,82	3,80	1,74	2,02

3. Bei niedriger Gesamtorganisation ohne Spezialisierung eine, verglichen mit andern Vertretern der Ordnung, höhere Cerebralisationsstufe:

	T.-I.	N.-I.	Rh.-I.	C.-I.	St.-I.
Sciuridae	11,7	5,23	0,84	1,76	3,34
Lepus europ.	10,4	5,10	0,81	1,34	2,67
Hystricomorpha	12,8	6,30	1,20	1,67	2,70

4. Bei hoher Gesamtorganisation, aber vielen primären morphologischen Merkmalen, eine hohe Cerebralisationsstufe:

	T.-I.	N.-I.	Rh.-I.	C.-I.	St.-I.
Ursidae	37,2	23,3	2,17	5,10	4,65
Tylopoda	36,3	23,1	1,58	4,34	5,15
Elefant	150,0	70,0	1,3	30,2	9,95
Simia	55,3	47,0	0,111	6,43	5,50
Homo	214	170	0,229	25,7	10,00

5. Bei hoher Gesamtorganisation eine relativ tiefe Cerebralisationsstufe:

	T.-I.	N.-I.	Rh.-I.	C.-I.	St.-I.
Bovidae	29,5	20,1	1,44	3,17	4,63

6. Bei hoher Gesamtorganisation eine zugleich hohe Cerebralisationsstufe (höchste Elevation im Sinne von *Franz*):

	T.-I.	N.-I.	Rh.-I.	C.-I.	St.-I.
Felidae	27,9	18,4	1,08	3,29	4,02
Pinnipedia	48,8				
Odontoceti	175				
Equidae	48,4	32,3	1,65	5,34	6,82
Cervidae	41,3	28,2	2,30	4,00	6,26
Giraffidae	41,5	29,5	1,66	3,89	4,57

Die Werte für die Totalhirnindizes beziehen sich in diesen letzten Tabellen nur auf Arten, von denen Teilanalysen vorliegen.

Wir glauben im Grad der Cerebralisation ein Maß der Zentralisierung gefunden zu haben, das eine genau bestimmbare Größe darstellt und so einen objektiven Maßstab für die vergleichende Beurteilung der Säugetiere ergibt. Wir behaupten nicht, daß diese Indices eine abschließende Taxierung der psychischen Leistungsfähigkeit erlauben; sie sind nur ein Beitrag zu einer solchen. Das wird beim bereits mehrfach angestellten Vergleich unseres eigenen Gehirns mit dem der Cetacea besonders deutlich. Denn was die Massenbildung des menschlichen Gehirns anbelangt, so wird sie ja von anderen Säugetieren auch erreicht. Das spezifisch Menschliche muß also im Gebiete des Qualitativen liegen.

Unsere letzten Tabellen zeigen wohl besonders deutlich, daß wir durch das Studium intracerebraler Indices zu einer neuen Betrachtungsweise der Säugetiere gelangen. Da die verschiedenen Kriterien, nach welchen wir diese Formen beurteilen können, verschiedene Anordnungen ergeben, verschiedene Systeme also, erscheinen uns die Cerebralisationstypen der Säugetiere nicht mehr in linearer Anordnung als einfache Stufenfolge, sondern es tritt ihre wirkliche Mannigfaltigkeit auffällig hervor.

Wir hoffen, durch die differenzierende Anwendung eines Ordnungs-Kriteriums einen Beitrag zu leisten für die nuancierende Untersuchung einer großen systematischen Einheit.

Die quantitative Erfassung des Cerebralisationsgrades einzelner Hirnteile bietet uns in der Indexformel eine Möglichkeit zur objektiven Bestimmung qualitativer Unterschiede.

Zusammenfassung.

1. Auf Grund von Frischgewichtsanalysen der Gehirne von adulten Säugetieren wird zunächst der Relationsexponent r der *Dubois'schen* Formel $e = cs^r$ überprüft.

2. Von der Tatsache ausgehend, daß das Gehirn verschiedenwertige Teile in sich einschließt, werden alle Berechnungen mit den einzelnen Hirnteilen angestellt. Es werden dabei die Integrationsorte verschiedener Wertigkeit, Neopallium, Cerebellum und Riechhirn dem Repräsentanten des vegetativen Geschehens, dem Stammrest gegenübergestellt.

3. Die Relationsexponenten, die in der logarithmischen Darstellung der *Dubois'schen* Formel den Neigungswinkel der Geraden

TABELLEN-ANHANG

Totalhirn-Indices

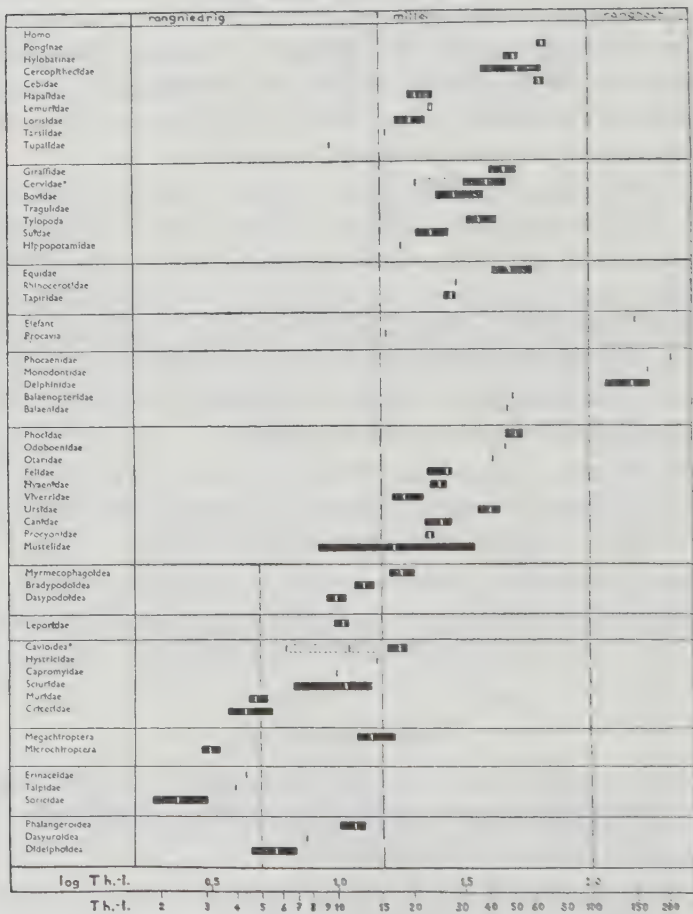


Abb. 1.

Neopallium - Indices

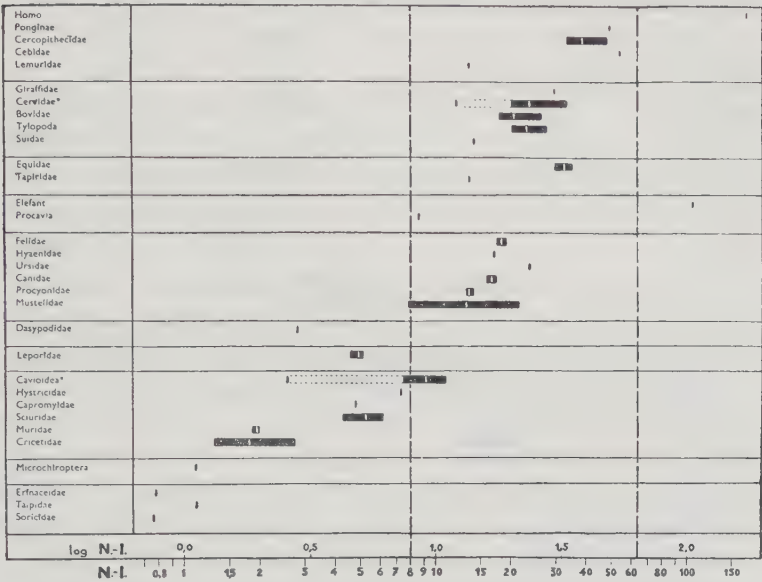


Abb. 2.

Riechhirn-Indices mit eigenem Stammrest

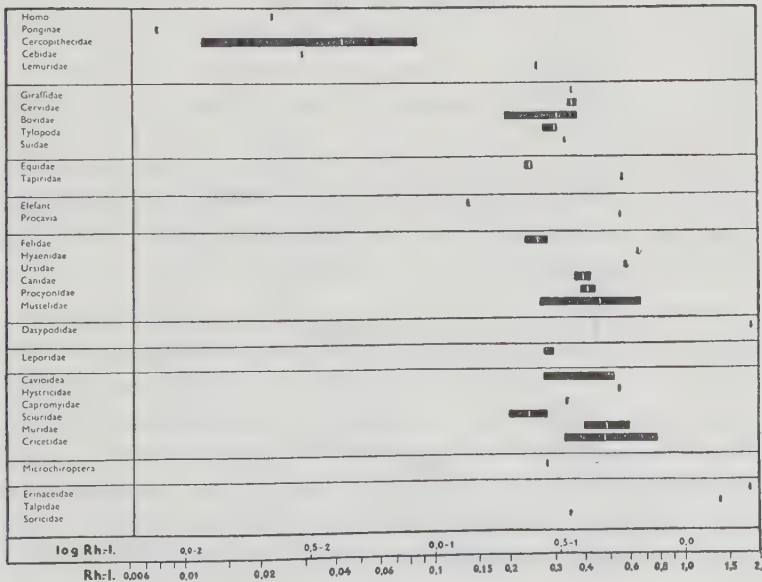


Abb. 3.

Cerebellum-Indices

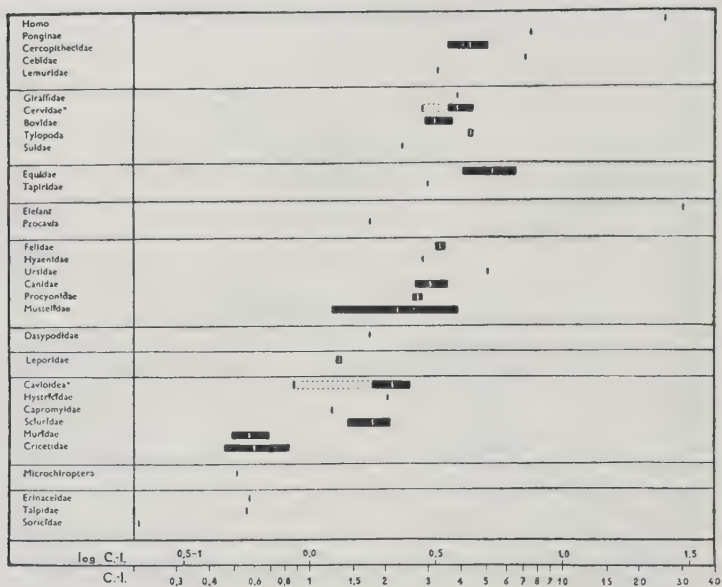


Abb. 4.

Stammrest-Indices

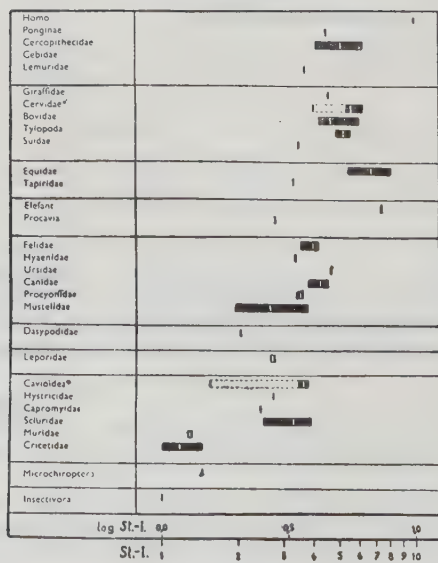


Abb. 5.

bestimmen, werden nach der Methode der linearen Regression (Linder 1946) ermittelt. Die Mittelwerte für Hirn- und Körpergewicht beruhen auf einem umfangreichen Material.

4. Durch den Vergleich von ca. 40 Geraden, die in ihrer überwiegenden Mehrzahl durch mehr als nur zwei Punkte gegeben sind, wird eindeutig festgestellt, daß der Relationsexponent von *Dubois* keine konstante Größe darstellt. Dies gilt sowohl für das Totalhirn, als auch für die einzelnen Hirnteile, Hemisphären, Neopallium und Stammrest.

5. Der verschiedene Anstieg der Geraden bei den einzelnen Tiergruppen läßt sich weder mit dem Grade der Verwandtschaft noch mit der phylogenetischen Ranghöhe (im Sinne der Palaeontologen und Systematiker) in Einklang bringen. Einzig scheint bei ranghohen Gruppen die Differenz zwischen dem Relations-exponenten des Neopalliums und dem des Stammrestes etwas größer zu sein als bei rangniedrigen. Was aber den verschiedenen Relationen von Hirn- und Körpergewicht zu Grunde liegt, können wir bis jetzt nicht sagen. Durch die Inkonzanz des Relationsexponenten ist auch der Cephalisationsfaktor c in der *Dubois*'schen Formel sinnlos geworden, da sein Vergleichswert auf der Konstanz von r beruht.

Auch die *Brummelkamp*'sche Auffassung der Cephalisierungssprünge, die ausgeht von einem konstanten Wert für r , verliert ihren Sinn mit dem Nachweis der Inkonzanz des Relationsexponenten.

6. Auf dem Wege der Berechnung von intracerebralen Indexwerten für das Totalhirn und die einzelnen Hirnteile wird versucht, eine neue Bestimmung der Rangordnung, die auf dem Grad der Cerebralisation fußt, aufzustellen. Die Indices werden nicht mit dem eigenen Stammrest, der selber noch Faktoren der Ranghöhe in sich einschließt, ermittelt, sondern mit den Grundzahlen (Insectivorenstammrest), die für Tiere gleicher Körpermasse gleich groß sind.

7. Die Totalhirnindices gestatten uns eine Einteilung in drei große Gruppen, die rangniedere, die mittlere und die ranghohe Gruppe (siehe S. 158).

Die Neopallialindices bestätigen diese Reihenfolge fast ausnahmslos, erlauben aber im einzelnen eine feinere Unterscheidung. Die Neopallialwerte werden nicht nur in der aufsteigenden Reihe größer, sondern zugleich steigt ihr prozentualer Anteil am Totalhirn. Der Neopalliumindex ist das oberste Kriterium zur Ermittlung des Cerebralisationsgrades.

Die Riechhirnindices schwanken sehr stark. Absolut makros-matisch sind die Insectivora und Dasypus. In der Reihe: Rodentia, Carnivora, Ungulata nimmt der Riechhirnanteil ab, und verschwindet praktisch bei Primaten und Wassersäugern.

Der Cerebellumindex ist relativ konstant. Er ist am höchsten beim Elefanten, dann folgen die Cetacea und, mit einigem Abstand, die kletternden und fliegenden Formen, diejenigen also, die sich durch komplizierte Bewegungsmöglichkeiten auszeichnen. Von der Ausbildung des Neopalliums scheint die Masse des Cerebellums nur in sehr geringem Maße abhängig zu sein.

Die relative Masse des Stammrestes (verglichen mit der des Neopalliums) nimmt in der aufsteigenden Tierreihe ab.

8. Der Cerebralisationsgrad gibt ein Maß zur Bestimmung der Zentralisation einer Tierform (im Sinne von *Franz* 1935).

Summary.

The value of the exponent r in the *Dubois* formula $e = cs^r$ has been calculated from the weights of fresh brains of mammals. When it is remembered that the different parts of the brain perform different functions and that the weights of these parts are highly variable, it is clear that it is necessary to consider the weights of the parts of the brain when studies of this kind are made. The weights of the integrating centres (neopallium, cerebellum, olfactory lobes) were plotted against the weight of the brain stem since this part is considered to control the vegetative functions.

The data were plotted on a logarithmic grid and straight lines fitted. The values of the exponent were calculated by the usual linear regression methods; the values of these exponents are measures of the slopes of the lines. No constant values such as were maintained by *Dubois* were found.

The degree of cerebralisation was found by plotting the weights of the parts against a basic measure which ensures adjustment for unequal body weights. The indices obtained in this way permit the separation of the animals into three groups, each with a different index of cerebralisation; the index for the neopallium is a first order criterion for determining the degree of cerebralisation. The indices for the rhinencephalon show the greatest differences while those for the cerebellum are more or less constant.

The degree of cerebralisation is a measure of centralisation in the sense of *Franz*.

Résumé

En analysant le poids du cerveau frais chez les mammifères adultes, l'auteur a examiné l'exposant de relation r dans la formule $e = cs^r$ de *Dubois*. En prenant en considération que les différentes parties du cerveau sont destinées à des fonctions variées et que leur masse varie dans les groupes différents, il faut envisager dans des études de cet ordre le poids des différentes parties du cerveau. Les centres d'intégration de valeur différente (Neopallium, cervelet, lobe olfactif) sont opposés au représentant des fonctions végétales, au reste du tronc. Les exposants de relation, qui précisent l'inclinaison des droites dans l'échelle logarithmique, ont été trouvés d'après la régression linéaire. L'exposant de relation n'est pas une valeur constante, contrairement aux assertions de *Dubois*. Pour déterminer le degré de la cérébralisation, l'auteur a déterminé des indices intracérébraux, opposant les centres d'intégration aux chiffres basals (tronc des insectivores). Ces indices nous permettent une séparation très nette en trois groupes présentant une valeur différente de cérébralisation. L'indice du Néopallium représente un critère de premier ordre pour déterminer le degré de la cérébralisation. Les indices du Rhinencephalon montrent les plus grandes différences, tandis que ceux du Cerebellum sont plus ou moins constants. Le degré de la cérébralisation nous donne une mesure de la centralisation d'un animal d'après *Franz*.

LITERATURVERZEICHNIS

- Anthony, R.*: Anatomie comparée du cerveau. Paris (Doin), 1928. — *Anthony, R.*: Bull. Soc. Anthropol. Paris, Série 8, 9, 251, 1938. — *Ariens Kappers, J.*: Proc. Acad. Sci. Amsterdam 29, 129–162, 1926. — *Ariens Kappers, J.*: The evolution of the nervous system in invertebrates, vertebrates and man. Haarlem, 1929. — *Ariens Kappers, J.*: Proc. Kon. Acad. Wetens. Amsterdam, 39, 1019–1028, 1936. — *Brummelkamp, R.*: Acta neerl. Morph. Norm. et Path. 2, 188–194, 1939 a. — *Brummelkamp, R.*: Acta neerl. Morph. Norm. et Path. 2, 260–267, 1939 b. — *Count, W.*: Ann. New York Acad. Sci. 46, Art. 993–1122, 1947. — *Dubois, E.*: Arch. f. Anthropol. 25, 1–28, 1897. — *Dubois, E.*: Verh. Kon. Acad. Wetens. Amsterdam 16, 647 ff, 1913. — *Elze, C.*: in H. Braus. Anatomie des Menschen. Bd. III, Berlin 1932. — *Franz, V.*: Geschichte der Organismen. Jena 1924. — *Franz, V.*: Der biologische Fortschritt. Jena 1935. — *Grünthal, E.*: Schweiz. Zeitschr. Neurol. 105, 49–74 1941. — *Lapicque, L.*: Bull. Soc. Anthropol. Paris, 8 (5), 248–262, 1907 a. — *Lapicque, L.*: Bull. Soc. Anthropol. Paris, 8 (5), 313 ff, 1907 b. — *Le Gros, Clarc*: Proc. Zool. Soc. London, Ser. 13, 109, 153–161, 1939. — *Linder, A.*: Statistische Methoden für Naturwissenschaftler, Mediziner und Ingenieure. Basel 1946. — *Manouvrier, L.*: Bull. Soc. Anthropol. Paris, Série 2, 3 (2), 137–223,

1885. - *Meinertzhagen, R.*: Proc. Zool. Soc. London, 108, 433-441, 1938. - *Portmann, A.*: Rev. Suisse Zool. 49, 169-185, 1942. - *Portmann, A.*: Alauda 14, 2-20, 1946. Ibid. 15, 1-15, 1947. - *Riese, W.*: Proc. Kon. Acad. Wetens. Amsterdam, 42, 208-214, 1936. - *Sewertzoff, A. N.*: Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution. Jena 1931. - *Simpson, G. G.*: Bull. Am. Mus. Nat. Hist. New York, 85, 1-350, 1945. - *Sutter, E.*: Über das embryonale und post-embryonale Hirnwachstum bei Hühnern und Sperlingsvögeln. Denkschr. Schweiz. Natf. Ges. LXXV, 1943. - *Villiger, E.*: Gehirn und Rückenmark, bearbeitet von E. Ludwig, Leipzig 1940. - *Weidenreich, F.*: Apes, Giants and Man. Chicago 1946. - *Weber, M.*: Vorstudien über das Hirngewicht von Säugetieren. Festschr. z. 70. Geb. v. Gegenbaur. Leipzig, 3, 110 ff, 1896. - *Ziehen, Th.*: Morphogenie des Zentralnervensystems der Säugetiere. In *Hertwig*: Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere 2 (3), 389-392, 1901. - *Zuckerman, S.*: Proc. Zool. Soc. London, 1-42, 1928. - *Zuckerman, S. and R. B. Fischer*: Proc. Zool. Soc. London, Ser. B. 107, 529-538, 1938.

Eingegangen 15. März 1948.

Curriculum vitae.

Am 23. Mai 1922 wurde ich, Katharina-Maria Wirz, von Riehen, als Tochter des Eduard Wirz, Lehrer, Riehen, und seiner Gattin, Clara geb. Bürgin, in Basel geboren.

Ich besuchte die Primarschule in Riehen und das Mädchen-gymnasium in Basel. Nach bestandener Maturitätsprüfung ließ ich mich im Frühjahr 1941 an der medizinischen Fakultät der Universität Basel immatrikulieren. Im Herbst 1942 bestand ich das erste, im Herbst 1944 das zweite propädeutische Examen. Darauf immatrikulierte ich mich an der philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät.

Bei folgenden Herren Professoren und Dozenten besuchte ich Vorlesungen: *Baumgarten, Edlbacher, Erlenmeyer, Geiger-Huber, Geigy, Hagenbach, Handschin, Hediger, Heitz, Henschen, Heusser, Ludwig, Mahler, Mislin, Portmann, Ruggli, Schär, Senn, Verzar, Wolf-Heidegger.*

Die vorliegende Dissertation entstand in den Jahren 1945–1948 unter der Leitung von Herrn Professor *Portmann.*

